Caldasia 24(1) 2002: 65-94

DESCRIPCIÓN DE LA ARQUITECTURA DE *IRYANTHERA TRICORNIS*, *OSTEOPHLOEUM PLATYSPERMUM* Y *VIROLA PAVONIS* (MYRISTICACEAE)

Architectural analysis of *Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* and *Virola pavonis* (Myristicaceae)

ELIANA MARÍA JIMÉNEZ-ROJAS
Fundación Tropenbos-Colombia. Apartado 36062, Bogotá, Colombia. eliana_jimenez@yahoo.com.

ANA CATALINA LONDOÑO-VEGA
Fundación Tropenbos-Colombia. Universidad de Amsterdam. Apartado 75389, Medellín, Colombia. calondon@epm.net.co.

HENRICUS F. M. VESTER
El Colegio de la Frontera Sur, Ecosur; carr. Chetumal-Bacalar km 2, zona industrial No. 2, AP 424, Chetumal, Quintana Roo, CP 77049 México. hvester@ecosur-qroo.mx

RESUMEN

Se realizó el análisis arquitectónico de *Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y *Virola pavonis* (Myristicaceae), en dos bosques amazónicos de tierra firme. Las especies mostraron gran similitud en su arquitectura: todas crecen conforme al modelo de Massart y su unidad arquitectónica alcanza tres órdenes de ejes. Se definieron ocho fases de desarrollo, con base en el número de órdenes de ramificación y los tipos de reiteración. En las etapas iniciales se construyen los árboles potenciales, desde el establecimiento temprano de las plántulas hasta que exhiben la unidad arquitectónica completa; luego surgen las reiteraciones adaptativas: primero las parciales, en las ramas más bajas y viejas; después, las totales sobre los ejes A2 más lignificados. En la copa de los árboles del presente, los complejos reiterados totales conforman las reiteraciones arbóreas y arbustivas, cuyo tamaño y vigor disminuye en los árboles del pasado, cuando son más abundantes las herbáceas. Al aumentar el número de ejes y, por consiguiente, expandir el sistema de ramas, la reiteración tiene suma importancia en la construcción de la copa. Por una parte, las reiteraciones adaptativas surgen en fases específicas del desarrollo y, por otra, las reiteraciones traumáticas pueden surgir, en cualquier fase, como respuesta directa a los daños en la estructura vegetativa. Este plan de crecimiento confiere a los árboles gran habilidad para sobrevivir en las condiciones del bosque, especialmente durante los estados juveniles dentro del sotobosque. La plagiotropía de las ramas y la disposición en abanico de las reiteraciones parciales permiten utilizar más eficientemente los recursos más próximos. El desarrollo arquitectónico de las especies es muy dinámico y permite que se ajusten constantemente a los cambios en el medio para alcanzar el dosel.

Palabras clave. Amazonia, Arquitectura, *Iryanthera*, Myristicaceae, *Osteophloeum*, *Virola*.

ABSTRACT

An architectural analysis for *Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* and *Virola pavonis* (Myristicaceae) was carried out in two Amazonian "tierra firme" forests. The species showed great similarity in their architecture, all of them grow according to Massart's Model, and their architectural unit reaches three orders of axes. Based on the orders of ramification and the reiteration types in the trees, eight phases of architectural development were defined. In the early stages, the potential trees are constructed from the establishment of the seedlings to the exhibition of the complete architectural unit. Next, the adaptative reiterations arise: first the partial ones in the lowest and oldest branches; followed by the total ones, in the thicker A2 axes. In the crown of the trees of the present, the total reiterated complexes conform the arborescent and frutescent reiterations, which diminish in size and vigor in the trees of the past, when the herbaceous ones become more abundant. By increasing the number of axes, thus expanding the branch system, reiteration is of utmost importance in the construction of the crown. Adaptative reiterations arise at specific developmental stages; additionally, traumatic reiterations may arise at any other phase, in direct response to various damages in the vegetative structure. The growth plan of these species provides them with great ability to survive under forest conditions, specially during juvenile stages inside the understory. The plagiotropy of their branches and the fan-like disposition of the partial reiterations allows them to use the nearby resources in a more efficient way. The architectural development of these species is highly dynamic and allows them to constantly adapt to environmental changes in order to reach the canopy.

Key words. Amazonia, Architecture, *Iryanthera*, Myristicaceae, *Osteophloeum*, *Virola.*

INTRODUCCIÓN

La familia Myristicaceae está representada en América por cinco géneros: *Compsoneura* (11 especies), *Iryanthera* (20 especies), *Osteophloeum* (2 especies), *Otoba* (8 especies) y *Virola* (40 especies); además, el género asiático *Myristica* (1 especie) ha sido introducido por su valor comercial. En ciertas regiones la presencia de la familia es tan conspicua que constituye uno de los elementos más importantes de la flora (Smith 1938a, 1938b, Herrera 1994). Tal es el caso de los bosques de guandal en el Pacífico colombiano, donde especies como *Otoba gracilipes* (A.C. Sm.) A.H. Gentry, *Virola reidii* Little y *Virola sebifera* Aubl., constituyen los elementos dominantes de la vegetación (Del Valle 1996). La familia también tiene una amplia representación en la cuenca amazónica, importante centro de distribución en América (Smith 1938a). Dentro de esta última, diversos autores (Duivenvoorden & Lips 1993, Londoño 1993, Londoño & Álvarez 1997, Sánchez 1997, entre otros) han encontrado que la familia juega un papel importante en la composición, la estructura y la diversidad de los bosques de la región de Araracuara y el Medio Caquetá, principalmente en el Plano Inundable de los ríos amazónicos (en suelos moderadamente a bien drenados) y del río Caquetá (en suelos bien drenados) y en tierra firme (en suelos moderadamente a bien drenados y mal drenados) (clasificación de los sistemas de paisaje según Duivenvoorden & Lips 1993).

Entre las Miristicáceas económicamente importantes, la más conocida en todo el mundo es la nuez moscada asiática (*Myristica fragans* Houtt.), fuente de nuez moscada, macís y de aceites medicinales y aromáticos (Schultes & Raffauf 1990). En Suramérica algunas especies tienen múltiples usos, con gran valor actual y potencial (Schultes & Raffauf 1990, Herrera 1994). Algunas poseen maderas comerciales, como *Virola surinamensis* (Rol. ex Rottb.) Warb. en Brasil (Rodrigues 1982) y *Otoba gracilipes*, *V. reidii* y *V. sebifera* en Colombia (Del Valle 1996). Otras se destacan por sus compuestos químicos; por ejemplo, en *Iryanthera tricornis* Ducke, *Osteophloeum platyspermum* (Spruce ex A. DC.) Warb., *Virola pavonis* (A. DC.) A.C. Sm., *V. sebifera* y *V. surinamensis* se han encontrado alcaloides, esteroides y estilbenos, entre otros (Rodrigues 1982, Schultes & Raffauf 1990, Bennett & Alarcón 1994).

Los aborígenes amazónicos utilizan frecuentemente un gran número de Miristicáceas como medicinas y narcóticos (e. g. *Iryanthera macrophylla* (Benth.) Warb., *Osteophloeum platyspermum*, *Virola calophylla* (Spruce) Warb., *Virola cuspidata* (Spruce ex Benth.) Warb., *Virola duckei* A.C. Sm., *Virola elongata* (Benth.) Warb., *V. pavonis, V. sebifera* y *V. surinamensis*; Schultes & Raffauf 1990, Bennett & Alarcón 1994). En el Medio Caquetá las comunidades indígenas las utilizan principalmente como fuente de alimentos, de medicinas, de sustancias empleadas en prácticas culturales, de maderas para la construcción de malocas y para la elaboración de herramientas y utensilios de uso doméstico (La Rotta 1982, La Rotta et al. 1989, Sánchez & Miraña 1991, Urrego & Sánchez 1997).

Los estudios de arquitectura se iniciaron en los bosques tropicales, con énfasis en la parte aérea de los árboles. La arquitectura de una planta es la expresión morfológica de su programa genético en un momento dado, como resultado del equilibrio entre los procesos endógenos de crecimiento y las restricciones exógenas ejercidas por el medio (Barthélémy et al. 1991, Hallé 1995). El objetivo del análisis arquitectónico es identificar los procesos endógenos que controlan el crecimiento y la forma de toda la planta, por medio de la observación. Este análisis es, desde su concepción, integral y dinámico, y maneja tres conceptos fundamentales: el modelo (Hallé & Oldeman 1970), la unidad (Édelin 1977 citado por Barthélémy et al. 1991) y la reiteración (Oldeman 1974). El desarrollo de estos conceptos (modelo, unidad y reiteración) ha proporcionado una valiosa herramienta para estudiar la estructura y la forma de las plantas, y se ha reconocido que juega un papel importante en la asignación de recursos a todas las partes de la planta, en la captura de la luz, en el transporte de agua, en la estabilidad mecánica y en la resistencia a los vientos (ver revisiones en: Vester 1997, Poorter & Werger 1999).

Para entender la arquitectura de una planta es necesario observar todos los ejes que la componen. Según Oldeman (1990b) "un eje es un tronco, una rama, o cualquier otro órgano vascular, cilíndrico, alargado y delgado, originado por su meristema terminal, que porta hojas, flores o yemas". La arquitectura de una planta puede considerarse como un sistema jerárquico cuya estructura depende del patrón de ramificación (Édelin 1991) y de la diferenciación de los ejes. Éstos, en conjunto, constituyen el mejor criterio para analizar las reacciones del árbol hacia los otros árboles y su medio (Vester 1997).

El modelo arquitectónico, determinado por el tipo de crecimiento, la morfología de los ejes, la ramificación y la posición de la sexualidad, se define como "el programa de crecimiento que determina las fases sucesivas del desarrollo de la planta" (Hallé et al. 1978). Debido a las grandes variaciones que puede presentar el modelo entre diferentes especies, se emplea la unidad arquitectónica, definida como la expresión específica del modelo para una especie en particular, que incluye mayor detalle arquitectónico en la descripción del patrón de ramificación mediante una secuencia de diferenciación (Édelin 1977 citado por

Barthélémy et al. 1990). El desarrollo de ejes fuera de la expresión normal de la unidad arquitectónica, se denomina reiteración (Hallé et al. 1978), proceso morfogenético que duplica total o parcialmente el modelo arquitectónico (Oldeman 1974). Las fases sucesivas del crecimiento de un árbol se analizan mediante el diagrama arquitectónico, o secuencia de dibujos que representa el desarrollo arquitectónico del árbol (Vester 1997), que comprende los árboles potenciales (juveniles con potencial para expandir su copa), del presente (árbol maduro con copa plenamente desarrollada) y del pasado (árbol viejo con copa debilitada y dañada) (Hallé et al. 1978). Por último, el plan de organización, que puede ser jerárquico o poliárquico, está definido por la dominancia apical del eje principal (Édelin 1991).

Las Miristicáceas con estudios arquitectónicos son pocas, pero todos los trabajos previos concuerdan en que éstas crecen conforme al modelo arquitectónico de Massart (Hallé et al. 1978, Drénou 1994, Loubry 1994, Loup 1994). Ya desde mediados del siglo XIX, el botánico Richard Spruce, durante sus viajes a la Amazonia, había hecho detalladas descripciones sobre la ramificación y la fisionomía que incluían conceptos arquitectónicos incipientes sobre las Miristicáceas, las cuales llamaron mucho su atención por su forma tan característica (Spruce 1861 citado por Madriñán 1996). Más tarde, en 1923 Jean Massart estudió y describió un ejemplar de *V. surinamensis* en el Jardín Botánico de Río de Janeiro (Hallé et al. 1978), sentando las bases de lo que después fue denominado como “modelo de Massart” por Hallé & Oldeman (1970). Más recientemente, esta misma especie ha sido investigada intensivamente (Édelin 1987 citado por Loup 1994, Barthélémy et al. 1991, Loup 1994, Drénou 1994), al igual que *Virola michelii* Heckel, estudiada por Comte (1993 citado por Loubry 1994).

Además de ocurrir en la familia Myristicaceae, el modelo de Massart está bien representado en árboles tropicales (v. g. *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn., *Ocotea guianensis* Aubl.), subtropicales (v. g. *Araucaria heterophylla* (Salisb.) Franco), y de zonas templadas (como *Abies balsamea* (L.) Mill., *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl.) (ver lista de ejemplos en Hallé et al. 1978). Sin embargo, también son pocas las especies con estudios arquitectónicos, como por ejemplo: *Ocotea oblonga* (Meisn.) Mez (Vester 1997), *Symphonia globulifera* L. f. (Loup 1994) y algunas *Araucaria* spp. (Veillon 1978).

En Colombia los estudios sobre arquitectura de la vegetación son bastante escasos. Entre ellos se encuentran los realizados en la región de Araracuara en palmas (Echeverri 1993), en el desarrollo de los bosques secundarios y sus especies más importantes (Vester & Saldarriaga 1993, Vester 1997), en Miristicáceas (Jiménez 2000) y en la dinámica del bosque (A. C. Londoño, datos no publ.). Ríos (1996) estudió los cativales en la región de Urabá, y A. Echeverri (datos no publ.), la arquitectura del roble (*Quercus humboldtii* Bonpl.) en Antioquia.

En este artículo se presenta el análisis arquitectónico de tres especies de Miristicáceas del dosel en dos bosques de tierra firme. Con base en los trabajos previos sobre la arquitectura de otras especies de la familia, se partió de la hipótesis de que las especies, pertenecientes a tres géneros diferentes, debían exhibir igualmente el modelo de Massart. Se estudió el desarrollo del modelo arquitectónico en estas especies, la conformación de la unidad arquitectónica, los tipos de reiteración, el plan de crecimiento y el plan de organización arquitectónico a nivel del árbol, la similitud arquitectónica entre las especies. Además, se investigó si existían semejanzas con otras especies de la familia previamente estudiadas, y cómo el desarrollo arquitectónico favorece la sobrevivencia de los árboles para alcanzar el dosel.

ÁREA DE ESTUDIO

La investigación se llevó a cabo en la región de Araracuara (Amazonia colombiana), en el Resguardo Indígena Nonuya de Peña Roja, en dos bosques maduros de tierra firme (sin inundación), localizados en las unidades de paisaje: Plano Sedimentario Terciario y Terraza Baja del Río Caquetá (nomenclatura según Duivenvoorden & Lips 1993), ambos sin intervenciones antrópicas recientes. Las observaciones se efectuaron en las áreas de monitoreo establecidas por la Fundación Tropenbos para estudiar la estructura (Londoño 1993, Londoño & Álvarez 1997) y el funcionamiento (A. C. Londoño, datos no publ., Londoño & Jiménez 1999, Tobón 1999) de estos ecosistemas. La región pertenece a la zona de vida bosque húmedo tropical (bh-T) (Holdridge 1982). En Araracuara la temperatura promedia anual es de 25.7ºC, la precipitación promedia anual es de 3 059 mm, con régimen de distribución unimodal, y la humedad relativa es alta, con promedios mensuales entre 82-92 % (Duivenvoorden & Lips 1993).

La parcela permanente del Plano Sedimentario Terciario donde se realizó el estudio es la misma reportada por Londoño & Álvarez (1997), con suelos clasificados como Typic Kandiudults o Xanthic Ferrasols (grupo ecológico de los Acri-Ferrasols, según Duivenvoorden & Lips 1993). Las Terrazas Bajas, con una extensión mayor que la parte actualmente inundable de la Llanura Aluvial del río Caquetá, tienen una altitud entre 200-250 msnm (Tobón 1999). El sitio de estudio está localizado en las partes planas bien drenadas, con suelos clasificados como Typic Paleudults o Haplic Acrisol (grupo ecológico de los Ali-Acrisols, según Duivenvoorden & Lips 1993). Las coordenadas de las parcelas de estudio son: 0º39’31'' S, 72º04’38'' O en el Plano Sedimentario Terciario (A. C. Londoño, datos no publ.), y 0º40' S, 72º05' O en la Terraza Baja (Tobón 1999).

Según Duivenvoorden & Lips (1993), el bosque del Plano Sedimentario Terciario es uno de los de mayor altura en la región, y tiene el más alto número de especies arbóreas. La fisionomía del sotobosque generalmente está dominada por palmas acaules. El dosel superior es cerrado, entre 20-37 m de altura, con promedio de 27 m y algunos emergentes que pueden alcanzar hasta 42 m. Los árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP a 1.30 cm del suelo) mayor de 20 cm sobrepasan los 20 m de altura, y la densidad arbórea total (DAP≥1 cm) es, en promedio, de 711 árboles por 0.1 ha, de los cuales 72 tienen DAP≥10 cm. Por otro lado, en la Terraza Baja el bosque se caracteriza por la presencia de árboles gruesos en combinación con una densidad arbórea relativamente baja, sobre todo en los diámetros inferiores (DAP£40 cm), el sotobosque es relativamente abierto, no está dominado por palmas acaules y los bejucos son relativamente abundantes. El dosel superior tiene una altura promedio de 22 m, con algunos emergentes que pueden alcanzar hasta 35 m. En general, sólo los árboles con DAP>30 cm sobrepasan la altura de 20 m, la densidad arbórea total es, en promedio, de 609 árboles por 0.1 ha, de los cuales 44 tienen DAP≥10 cm, mientras los árboles con DAP≥60 cm están bien representados.

MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se realizó en dos fases; la primera consistió en la selección de las especies e individuos y la segunda, en el análisis arquitectónico propiamente dicho.

Selección de las especies. Esta fase inicial tuvo una duración aproximada de mes y medio, y se inició con una revisión de las muestras botánicas de las Miristicáceas, previamente colectadas en la zona de estudio (Londoño 1993, Londoño & Álvarez 1997), en el herbario Amazónico Colombiano (COAH). Se tomaron anotaciones sobre la distribución local en las unidades de paisaje y sobre algunas características morfológicas como tamaño de la lámina foliar, patrón de la nervadura y tipo de tricomas, para facilitar el reconocimiento posterior de las especies en el campo. También se consultaron descripciones y claves de la identificación para la familia, y se elaboró una guía de campo con fotocopias a color de las muestras botánicas de las especies reportadas para los sitios de estudio. Todos los nombres de las especies que aparecen en el texto fueron consultados en la página de la red del Jardín Botánico de Missouri, específicamente en la base de datos sobre nomenclatura VAST (VAScular Tropicos) (MBG W^{3}TROPICOS 2001).

Luego, en el campo se recorrieron las parcelas y las áreas adyacentes, observando todas las Miristicáceas presentes y localizando algunos individuos; esta información, sumada a la que se tenía de trabajos previos (Londoño 1993, A. C. Londoño, datos no publ.), permitió escoger definitivamente las especies para el estudio. Los criterios para seleccionarlas fueron: alta importancia dentro del bosque (evaluada mediante el índice de valor de importancia, IVI en el Plano Sedimentario Terciario, A. C. Londoño, datos no publ.), presencia de individuos en todos los estados de desarrollo (plántulas, juveniles, adultos y seniles) y, por último, facilidad de identificación en el campo.

Las especies escogidas fueron: *Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y *Virola pavonis*. Posteriormente, se eligieron los individuos para realizar las observaciones arquitectónicas. Se prefirieron los árboles con buena visibilidad desde el suelo (principalmente en sus copas), sin excesiva carga de epífitas, lianas, bejucos o estranguladoras, para realizar adecuadamente las observaciones; además, nuevamente se trató que éstos se encontraran en distintos estados de desarrollo (juveniles, adultos y seniles) y en sitios con diferentes condiciones ambientales dentro del bosque (localizados en todos los estratos). Cada individuo seleccionado fue marcado permanentemente e identificado mediante una muestra botánica. Las colecciones se depositaron en el herbario Amazónico Colombiano (COAH), donde se hizo la verificación final de las identificaciones realizadas en campo. Adicionalmente, se colectaron ramas como muestras de detalles arquitectónicos, registrando el lugar del árbol donde estaba insertada para permitir la correcta interpretación arquitectónica. Dichas colecciones se encuentran temporalmente depositadas en la Fundación Tropenbos, en Bogotá.

Análisis arquitectónico. Esta segunda fase tuvo una duración aproximada de tres meses, en la cual se efectuaron las observaciones arquitectónicas: primero en los individuos juveniles, luego en los intermedios y por último en los adultos y seniles. Los árboles de menor altura se observaron directamente, mientras que para observar las copas de los más altos se utilizaron telescopio y binóculos. En algunos casos, las observaciones se realizaron directamente desde el dosel, empleando equipo de escalar para subir a plataformas y a cuerdas instaladas sobre árboles vecinos, y así obtener una mejor visibilidad de los árboles más grandes, con las copas más complejas.

Se dibujaron perfiles a escala de todos los individuos seleccionados, así como algunos detalles, principalmente de ramas y de reiteraciones. Para realizar los perfiles a escala de cada árbol y de los detalles, se tomaron las siguientes mediciones: DAP, diámetro promedio de copa (DC) con base en la medición de ocho radios de copa, altura total (HT) y de fuste (HF), y otras hasta la inserción de ramas o reiteraciones importantes. Los árboles fueron dibujados de la manera más real posible, para lo cual las características morfológicas y arquitectónicas de cada uno de los ejes fueron descritas detalladamente.

En el campo también se registraron algunos parámetros de copa, adoptando una simplificación de las cinco categorías propuestas por Dawkins (1958), de la siguiente manera: a) calidad de copa: calificada de uno a tres, así: 3= buena (copa simétrica y vigorosa), 2= regular (condición intermedia, con algunos defectos en cuanto a la simetría y a la densidad del follaje), 1= deficiente (copa pobre, poco vigorosa y fracturada, con proporciones sustanciales de ramas sin follaje o ramificación incompleta, marcadamente asimétrica); b) posición de copa: considerada como: 3= buena (copa completamente expuesta, con plenas entradas verticales y laterales de luz), 2= regular (condición intermedia, parcialmente expuesta con entradas verticales o laterales de luz), 1= deficiente (con muy pocas entradas de luz o totalmente cubierta). También se describieron cualitativamente las condiciones del lugar donde se encontraba cada individuo dentro del bosque, incluyendo aspectos tales como: si el árbol se encontraba dentro de un claro natural o en el borde de éste, y la presencia de disturbios recientes causantes de daños en el árbol (e. g. ramas y árboles caídos alrededor o sobre él) que se podían relacionar con reiteraciones traumáticas.

Para confirmar y detallar el modelo (Hallé et al. 1978) y definir la unidad arquitectónica (Édelin 1977 citado por Barthélémy et al. 1991), se efectuaron las siguientes observaciones morfológicas y arquitectónicas para cada eje (ver conceptos en Hallé et al. 1978, Oldeman & Hallé 1980, Bell 1993): el tipo de crecimiento (continuo o rítmico; definido o indefinido; monopódico o simpódico), la descripción de las unidades de crecimiento, el patrón de ramificación (continuo, rítmico o difuso; monópodico o simpódico), su carácter proléptico o siléptico, su diferenciación morfológica (ortotropía o plagiotropía; plagiotropía secundaria o plagiotropía por aposición, presencia de ejes mixtos) y, por último, la presencia y la localización de la sexualidad en los ejes, entendida como cualquier estructura reproductiva, sea flor, fruto o ambas.

Para construir el diagrama arquitectónico (Vester 1997) y describir el desarrollo del plan de organización a nivel del árbol (Oldeman 1989, 1990a, 1990b, Édelin 1991), adicionalmente se detectaron y clasificaron los tipos de reiteración presentes en cada individuo (total o parcial; adaptativa o traumática; proléptica o siléptica; automática; arbórea, arbustiva o herbácea) (Oldeman 1974, Hallé et al. 1978, De Castro 1980, Édelin 1984 citado por Bell 1993), registrando su localización en el árbol. En el diagrama se diferenciaron los árboles potenciales, del presente y del pasado (Oldeman 1974, Hallé et al. 1978), con base en las mismas características morfológicas y arquitectónicas, considerando los árboles suprimidos como una categoría diferente (Oldeman 1990b).

Posteriormente, los dibujos de campo fueron llevados a formato digital. En la construcción del diagrama arquitectónico los esquemas se elaboraron después de realizar un análisis comparativo de los perfiles y de los planos exactos obtenidos por la observación directa de los árboles en el campo. Por otra parte, se analizó la dispersión de los datos de DAP y HT de todos los individuos, según el potencial de desarrollo, con respecto a la línea de la relación armónica del modelo (HT=100DAP), siguiendo el método propuesto por Hallé & Oldeman (1970) y Halle et al. (1978). El análisis se realizó para cada especie por separado y para el conjunto total de datos.

RESULTADOS

En total se seleccionaron y dibujaron 51 individuos, cuya distribución por especie, sitio y estado de desarrollo se muestra en la Tabla 1. Debido a la gran semejanza arquitectónica entre las tres especies todos los resultados del análisis se presentan conjuntamente.

Modelo y unidad arquitectónica. Las tres especies efectivamente crecen según el modelo arquitectónico de Massart (Hallé et al. 1978). Los árboles son poliaxiales: el meristema de la plántula se multiplica y produce otros meristemas que poseen un grado de diferenciación desigual (uno da origen al tronco y los otros, a las ramas). En todas las especies se encontró que la unidad arquitectónica alcanza tres órdenes de ejes (Tabla 2) y el modelo se desarrolla de la siguiente manera: el eje epicotiledonario conforma el eje principal (A1), ortótropo, con filotaxia alterna espiralada, monopódico, con crecimiento y ramificación rítmicos, constituido por la sucesión de unidades de crecimiento cuyos límites están marcados por la presencia de hojas de tamaño reducido, junto con un cambio en el color y el grado de lignificación de la corteza. A medida que el eje A1 crece en longitud, las yemas axilares, localizadas en la parte distal (o terminal) de la última unidad de crecimiento, se desarrollan dando origen a los ejes A2, antes de que el meristema terminal del eje A1 entre en estado de reposo; i. e. los ejes A2 son silépticos. Luego, el meristema terminal del eje A1 reanuda su actividad y se produce la siguiente unidad de crecimiento, y así sucesivamente. Los ejes A2 se disponen rítmicamente, formando pisos de ramas muy conspicuos, localizados en posición acrotónica dentro de las unidades de crecimiento del eje A1. Los ejes A2 presentan una orientación horizontal con filotaxia alterna dística, acompañada de una pequeña torsión de los pecíolos que acentúa su carácter plagiótropo; son monopódicos, con crecimiento rítmico y tienen ramificación difusa, ya que no hay un patrón visible en la aparición de los ejes A3. Los A3 exhiben filotaxia alterna dística y también son plagiótropos, en menor grado que los ejes A2, son monopódicos, con crecimiento rítmico, pero

Tabla 1. Número de individuos observados en el análisis arquitectónico.

		P		
		PO	P	P
Iryanthera trrn	P			
tehe atyer	P			
ra an	P			
P				

sin ramificación. Difieren de los ejes A2 en su origen: los primeros son silépticos, mientras los A3, prolépticos. Adicionalmente, los ejes A2 están conformados por un número mayor de unidades de crecimiento en comparación con los ejes A3 que sólo desarrollan dos o tres unidades de crecimiento; en consecuencia, los ejes A2 son de mayor longitud que los A3. Las estructuras reproductivas (flores y frutos) se encuentran en los ejes A2 y A3 (Tabla 2); debido a su posición axilar dentro de los ejes, la localización de la sexualidad no es importante en el modelo de Massart (Hallé et al. 1978) puesto que no interfiere con el crecimiento vegetativo del árbol.

Tipos de reiteración. Las tres especies estudiadas presentaron gran capacidad de reiteración; todas las reiteraciones fueron de tipo proléptico. Por una parte, se hallaron reiteraciones traumáticas en individuos en todas las fases de desarrollo del árbol; por otra, se detectaron reiteraciones adaptativas en ciertas fases. Siguiendo el desarrollo de las especies, primero surgen las reiteraciones adaptativas parciales sobre los ejes A2; después, las totales. Estas últimas también se localizan principalmente sobre los ejes A2 más lignificados, de mayor dimensión, y eventualmente sobre el eje A1. Una vez que los individuos han alcanzado el dosel, que en el caso de las tres especies estudiadas corresponde a los árboles del presente, fue posible identificar reiteraciones arbóreas, arbustivas y herbáceas.

Diagrama arquitectónico y plan de organización a nivel del árbol. Se identificaron ocho fases de desarrollo arquitectónico con base

Tabla 2. Unidad arquitectónica para las tres especies estudiadas (*Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y *Virola pavonis*).

Característica	e	e	e
strctra	i	i	i
Creciiet i	rític	rític	rític
irecci	rttr	aitr	aitr
	ertica	rita	ica
eia aiaer	ara	crta	
ietría	raia	iatera	iatera
c íites	aseeas	aseeas	aseeas
	caiecrtea	caiecrtea	caiecrtea
	ieraeees		
eas	etre	etre	etre
aiicaci i	rític	is	raiica
Cría	ieiata	retaraa	
caiaci	acrtica	acrtica	
serci		cacee cee	
as itaia	ateraesiraaa	ateraística	ateraística
eaia resecia		sí	sí
caiaci		atera	atera
		etrestiasc	etrestiasc

en los órdenes de ejes y la cantidad, la localización y el vigor de las reiteraciones presentes en los árboles observados. Aunque entre las características arquitectónicas y las dimensiones del árbol no existe una relación estricta (Hallé et al. 1978, Vester 1997), se presenta el rango de altura de los individuos pertenecientes a cada fase como referencia. Para una mejor ilustración de las fases de desarrollo se realizó un diagrama arquitectónico esquemático que resume el ciclo de vida de las tres especies (Fig. 1), que muestra la dinámica del crecimiento de éstas especies, desde su establecimiento como plántulas, pasando por el estado de árboles maduros del dosel, hasta que finalmente llegan a ser árboles senescentes.

Fase 1: plántula (Figs. 1 y 2A). Comprende individuos en el estado inicial de desarrollo, inmediatamente después de la germinación, que alcanzan alturas hasta 0.5 m. Fase caracterizada por presentar únicamente el eje epicotiledonario (A1), o tronco, sin ramificar, con dos o tres unidades de crecimiento, claramente reconocibles por el cambio drástico en el tamaño de las hojas, en el color de la corteza y la progresiva disminución de la longitud de los entrenudos —que muestran su crecimiento rítmico. Dada la dificultad para identificar con certeza la especie de cada plántula, no fue posible observar esta fase para cada especie por separado. No obstante, las observaciones realizadas en el campo permitieron definirla en general para todas las Miristicáceas presentes en los sitios de estudio.

Fase 2: juvenil (Figs. 1 y 2B). Comprende árboles potenciales, con alturas entre 0.5-2 m, caracterizados por tener un tronco (eje A1) ramificado rítmicamente, portando los ejes A2, dispuestos en pisos muy conspicuos. En esta fase los ejes A2 aún no se han ramificado. Cuando los individuos presentan más de un piso de ramas se observa que los ejes A2 se distribuyen espacialmente para evitar al máximo el sombreado entre las ramas de los pisos adyacentes. Además, se observa una fuerte autopoda: los ejes A2 que se producen primero van muriendo a medida que el eje A1 crece en altura y produce nuevos A2 en la parte superior de la copa.

Fase 3: juvenil (Figs. 1 y 2C-D). Al igual que la fase anterior, también comprende árboles potenciales, con alturas entre 2-5 m. En esta fase el árbol expresa claramente su modelo arquitectónico, y presenta la relación armónica del mismo; es decir, el individuo se encuentra sobre la línea de referencia HT=100DAP (Fig. 3). Estos árboles exhiben la unidad arquitectónica completa consistente en tres órdenes de ejes diferentes: A1, A2 y A3 (Fig. 1, Tabla 2). Hasta esta fase, el desarrollo del árbol sigue un plan de organización jerárquico, en el cual existe una fuerte dominancia del meristema apical del eje A1 y una subordinación de los ejes A2 y A3.

Fase 4: juvenil (Figs. 1 y 2E-H). Esta fase aún comprende árboles potenciales, con alturas entre 5-15 m, con la unidad arquitectónica completa. En este momento el árbol comienza a sobrepasar el umbral definido por la expansión de la copa conforme al desarrollo del modelo y reacciona mediante la producción de numerosas reiteraciones adaptativas parciales (Rp, Fig. 2E-H). Éstas son muy abundantes en los pisos inferiores de ramas (ejes A2), es decir, las ramas más bajas y viejas de la copa, las cuales son igualmente las más largas y plagiótropas, que gradualmente disminuyen en longitud hacia la parte superior de la copa. Frecuentemente se observa que el crecimiento de los ejes A2, inicialmente con un carácter marcadamente monopódico (con crecimiento indefinido), se va tornando progresivamente definido en virtud del agotamiento del meristema terminal. La desaparición de este meristema terminal ocasiona el desarrollo de yemas laterales, ubicadas en las axilas de las hojas más cercanas al ápice, que

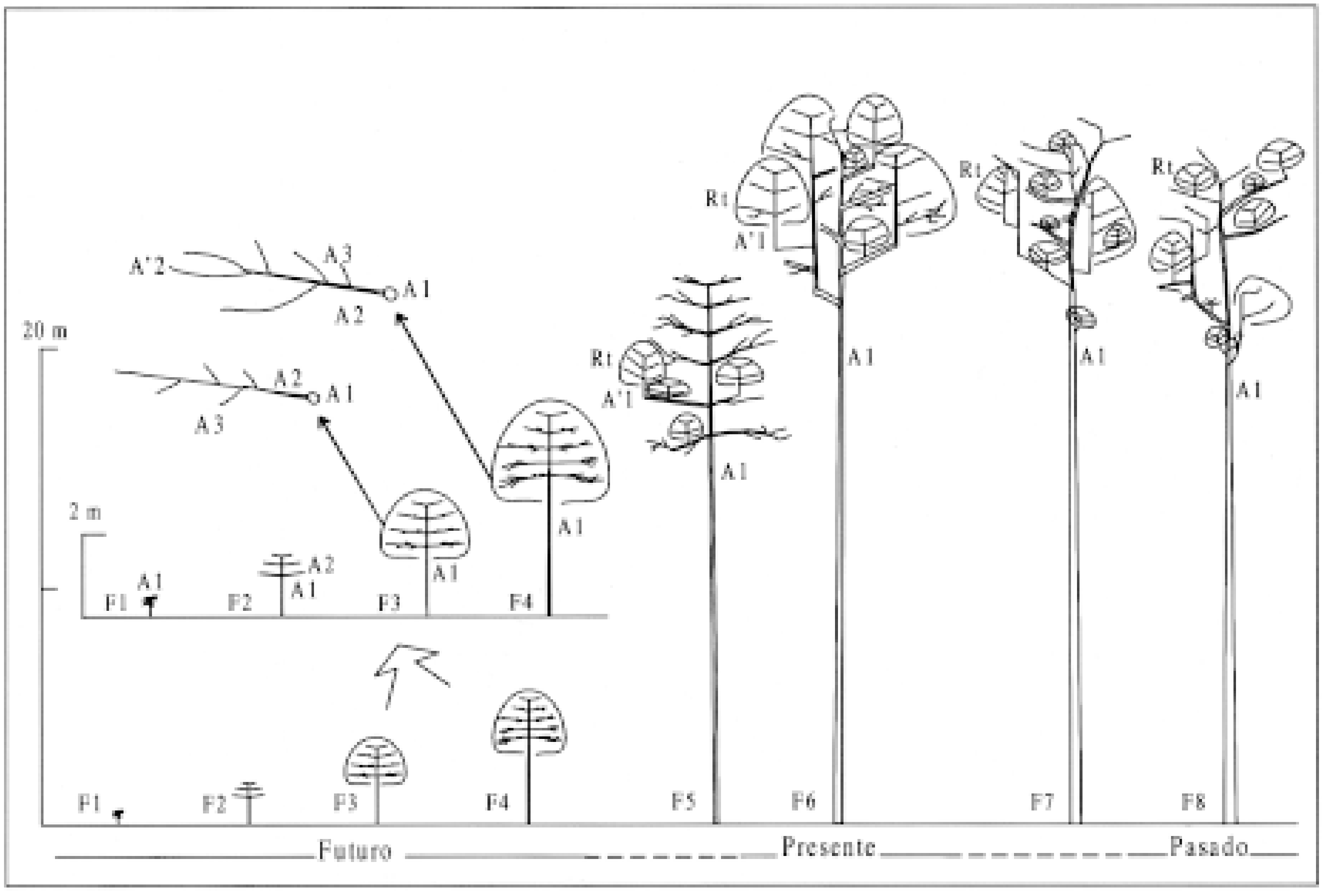
A'2
A3
A1
A2
20 m
A2
A1
A3
2 m
A1
F1
F2
A2
A1
F3
A1
F4
A1
Rt
A'1
A1
Rt
A'1
A1
Rt
A1
Rt
A1
F1
F2
F3
F4
F5
F6
F7
F8
Futuro
Presente
Pasado

Figura 1. Diagrama arquitectónico esquemático para el conjunto de especies estudiadas (*Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y *Virola pavonis*). F: fase arquitectónica. A': eje reiterado. Rt: reiteración total.

hasta ese momento se encontraban en estado de latencia (Fig. 4F, H). Estas yemas producen complejos reiterados adaptativos, denominados como “tenedores” por Barthélémy et al. (1991). Éstos, vistos sobre un plano, pueden ser sencillos (dos reiteraciones, Fig. 4A) o múltiples (tres o más reiteraciones, Fig. 4I), que según su aparición, pueden sobreponerse unos a otros modificando totalmente la arquitectura de las ramas. Por otra parte, en la parte media y proximal de los ejes A2 más viejos se observa el desarrollo de ejes dediferenciados (ejes A’2, Fig. 4C, F-I). En esta fase se inicia el plan de organización poliárquico.

Fase 5: transición entre árbol potencial y árbol del presente (Figs. 1 y 5A-B, F), cuyos individuos se consideraron como árboles del presente, generalmente con alturas entre 15-25 m, que excepcionalmente pueden alcanzar hasta 40 m. Sus copas exhiben una arquitectura más compleja con gran parte de los caracteres propios de los árboles del presente, que se encuentran próximas a alcanzar su máxima capacidad de desarrollo. Las reiteraciones adaptativas parciales de los ejes A2 son más abundantes y lignificadas, al igual que los ejes A2 que las portan. También se presenta una proliferación de ramitas prolépticas (A3) en toda la copa y, además, empiezan a aparecer las primeras reiteraciones adaptativas totales insertadas directamente sobre todo en los ejes A2 (Fig. 6). El plan de organización poliárquico continúa ganando importancia.

Fase 6: árbol del presente (Figs. 1 y 5C-E). Comprende los típicos individuos del presente, con alturas que pueden alcanzar 30 m o más, eventualmente hasta 40 m, con copas plenamente desarrolladas, conformadas por numerosos complejos reiterados muy lignificados creados mediante reiteraciones adaptativas parciales y totales. En estos árboles, las reiteraciones adaptativas totales, localizadas principalmente sobre los ejes A2 (Fig. 6) y, en menor grado, sobre los ejes A1, son grandes, vigorosas y conforman las reiteraciones arbóreas. También se encuentran las reiteraciones arbustivas, de tamaño más reducido, insertadas en los ejes de las previas reiteraciones arbóreas. Por último, completando el gradiente desde el tronco principal hasta la periferia de la copa, se encuentran las reiteraciones herbáceas, todavía más pequeñas, junto con una proliferación de ramitas prolépticas (ejes A3). A partir de este momento el plan de organización poliárquico se establece por completo y domina en las fases siguientes, cuando la repetición total de la unidad arquitectónica constituye el mecanismo principal de construcción de la copa.

Fase 7: transición entre árbol del presente y árbol del pasado (Figs. 1 y 7A-B), considerados como individuos del pasado, con alturas en igual rango que los de la fase anterior, caracterizados por la disminución progresiva del tamaño y del vigor de las reiteraciones arbóreas y arbustivas. La aparición de las reiteraciones herbáceas se torna más frecuente, en la periferia de la copa, sobre los ejes A2, y también sobre el tronco. Así mismo, se observa una tendencia hacia la miniaturización en el tamaño de las hojas, bastante acentuada en el caso de *Osteophloeum platyspermum* (Fig. 4D-F) e *I. tricornis*.

Fase 8: árbol del pasado (Figs. 1 y 7C-D). Comprende individuos senescentes, típicos del pasado, con alturas entre 25-40 m, cuyas copas están conformadas básicamente por numerosas reiteraciones herbáceas, muy pequeñas, poco vigorosas, originadas a partir de los ejes A2 más lignificados e incluso del tronco (eje A1). Las reiteraciones arbóreas y arbustivas presentan poco vigor y signos claros de fracturamiento que hacen evidente los procesos de desintegración física de la copa. En general, ocurre un debilitamiento progresivo de ésta que hace que el árbol se torne

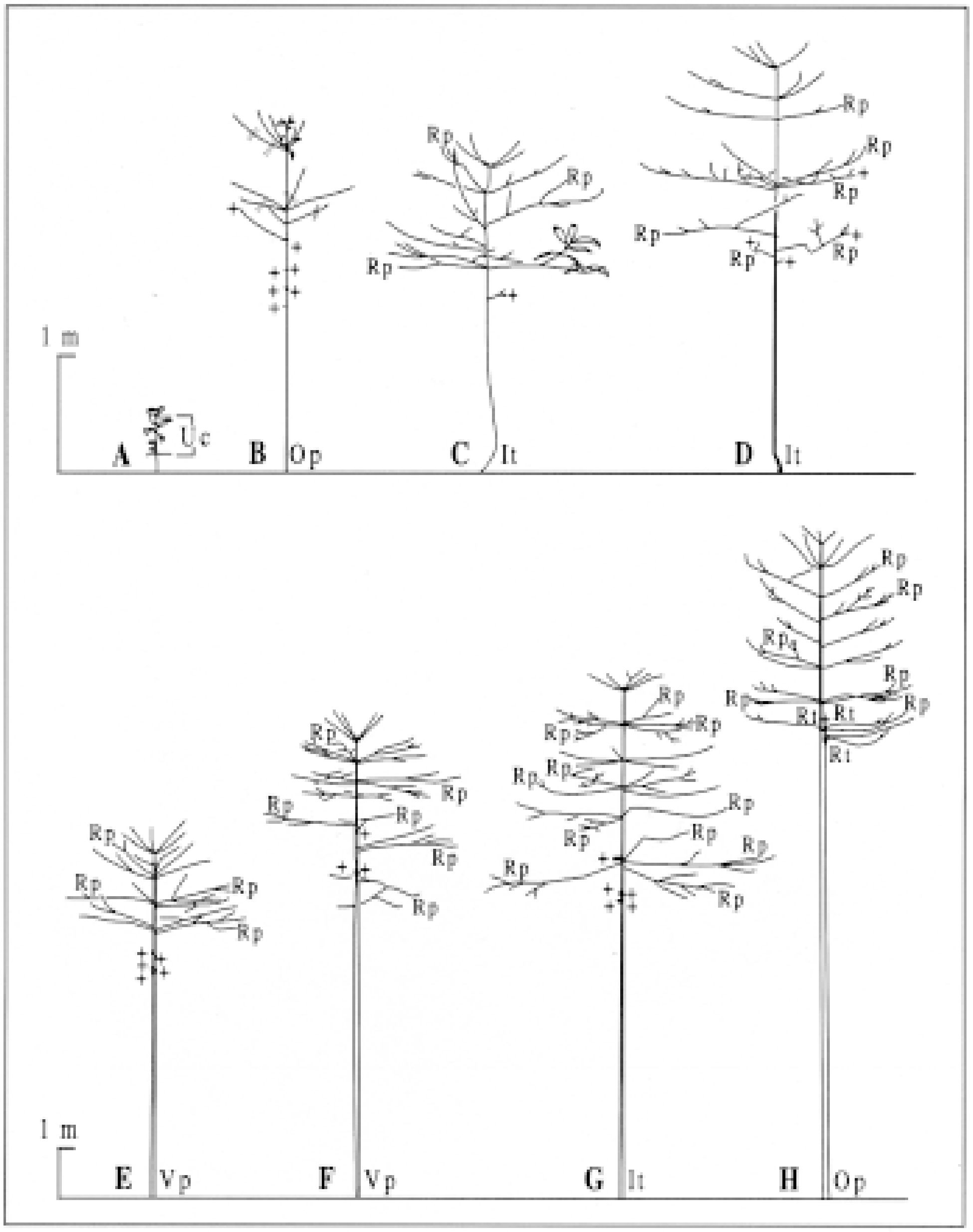
1 m
Uc
A
B
Op
C
It
D
It
Rp
+
1 m
E
Vp
F
Vp
G
It
H
Op
Rt

Figura 2. Árboles potenciales de *Iryanthera tricornis* (It), *Osteophloeum platyspermum* (Op) y *Virola pavonis* (Vp). A: plántula (fase 1). B-H: árboles potenciales. B: fase 2. C-D: fase 3. E-H: fase 4. +: eje muerto. Uc: unidad de crecimiento. Rp: reiteración parcial. Rt: reiteración total.

muy susceptible a la muerte por la fractura del tronco (Londoño & Jiménez 1999). Precisamente por su gran vulnerabilidad a la acción de agentes biofísicos, que pueden ocasionar una muerte súbita, los individuos en esta fase son poco abundantes en el bosque (A. C. Londoño, datos no publ.).

Potencial de desarrollo en el bosque. Aplicando los conceptos teóricos de Oldeman (1974, 1990b) y de Hallé et al. (1978) el potencial de desarrollo del bosque fue definido con base en las ocho fases de desarrollo, de la siguiente manera. Los árboles potenciales (Fig. 2) están constituidos por juveniles, con plena capacidad para expandir y desarrollar su copa, y comprenden individuos desde la fase 1 hasta la 4. Los árboles del presente (Fig. 5) están conformados por adultos, con copas que han alcanzado su máxima expansión o desarrollo, con reiteraciones arbóreas y arbustivas vigorosas y abundantes, y comprenden individuos de las fases 5 y 6. Los árboles del pasado (Fig. 7) están conformados por individuos viejos, sin potencial de desarrollo, caracterizados por copas debilitadas, fracturadas o dañadas, con abundantes reiteraciones herbáceas, y comprenden árboles de las fases 7 y 8. Por último, los árboles suprimidos (Oldeman 1990b, Vester 1997) conforman una categoría aparte (Fig. 8) y comprenden árboles con características arquitec-

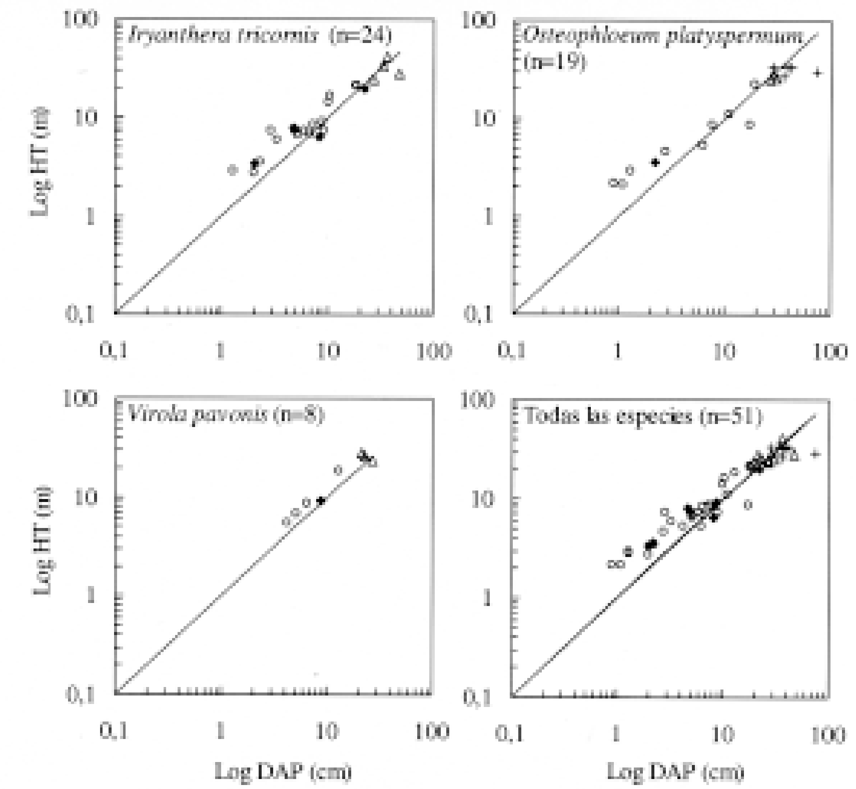

Figura 3. Relación entre el logaritmo de la altura total (HT) y del diámetro (DAP) con respecto a la línea de referencia HT=100DAP. Potencial de desarrollo: □ : árboles potenciales, □ : árboles del presente, +: árboles del pasado, □ : árboles suprimidos. n: número de individuos.

tónicas similares a aquellas de los árboles del pasado aunque no han atravesado por la fase de máxima expansión (o árbol del presente); por tanto, están excluidos de la secuencia de desarrollo del árbol (Fig. 1), y no están asociados con fase alguna. Estos últimos exhiben copas poco vigorosas, fracturadas, muy asimétricas, con poco follaje, ramificación incompleta y abundantes reiteraciones traumáticas, que sugieren un potencial de desarrollo muy limitado que claramente los diferencia de los árboles juveniles de las fases iniciales del diagrama arquitectónico.

Se encontró que los árboles potenciales, del presente y del pasado forman grupos con respecto a la línea de referencia HT=100DAP, mientras que los árboles suprimidos se encontraron dispersos a lo largo de ésta (Fig. 3). Por otro lado, del conjunto total de datos de las tres especies (n=51), la mayoría de los individuos (86%, n=44) se ubicó en la parte superior de la línea y sobre ella, en ambos casos con el mismo número de individuos (43%, n=22); en el primero (HT>100DAP), los árboles pertenecen en su mayor parte a la categoría de los potenciales (33%, n=17) y, en menor porcentaje, a la de los suprimidos (8%, n=4). En el segundo caso (HT=100DAP), de todos los árboles que se presentaron sobre la línea, indicando la relación armónica del modelo, la mayor proporción correspondió a los árboles potenciales (20%, n=10) seguidos por los del presente (14%, n=7). Por último, los individuos ubicados en la parte inferior de la línea (HT<100DAP), estuvieron constituidos en mayor cantidad por los árboles del pasado (6%, n=3) y del presente (4%, n=2). Adicionalmente, en la Fig. 3 se puede observar la representatividad del muestreo realizado para cada especie.

Parámetros de copa. Los árboles potenciales y los suprimidos comprendieron individuos localizados desde el sotobosque (HT£15 m) hasta el dosel (25 m<HT£35 m), encontrados con mayor frecuencia en el sotobosque, mientras que los árboles del presente y del pasado están ubicados principalmente en el dosel, raramente en el subdosel (15 m<HT£25 m) o en posición de emergentes (HT>35 m).

Considerando el conjunto total de datos de las tres especies, se observó que para calidades de copa buenas (Fig. 9A), los árboles potenciales y del presente comprendieron mayor número de individuos (n=15, n=7, respectivamente), pero para los primeros estas calidades de copa buenas estuvieron asociadas principalmente (en 87% de los individuos, n=13) con posiciones de copa deficientes, mientras que en los árboles del presente las calidades de copa buenas estuvieron asociadas mayormente (en 86% de los individuos, n=6) con posiciones de copa igualmente buenas. Como era de esperarse, los árboles del pasado tuvieron baja representación (n=2) y no existieron suprimidos con calidades de copa buenas. Para la calidad de copa regular (Fig. 9B), los árboles potenciales comprendieron mayor cantidad de individuos (n=14) seguidos de los del pasado (n=4). De los primeros, al igual que en la calidad de copa buena, la mayoría (el 64% de los individuos, n=9) estuvo asociada con posiciones de copa deficientes, mientras que todos los árboles del pasado (100%, n=4) se asociaron con posiciones de copa buenas. Por último, en la calidad de copa deficiente (Fig. 9C), la totalidad de los individuos (100%, n=4) correspondió a los árboles suprimidos, con ausencia de árboles potenciales, del presente y del pasado.

DISCUSIÓN

Consideraciones sobre el muestreo. Según Édelin (1991), la identificación del modelo arquitectónico de un árbol es difícil debido a la gran variabilidad estructural de las plantas. Por tanto, observar un sólo individuo no es suficiente para comprender el comportamiento general de una especie en un estado

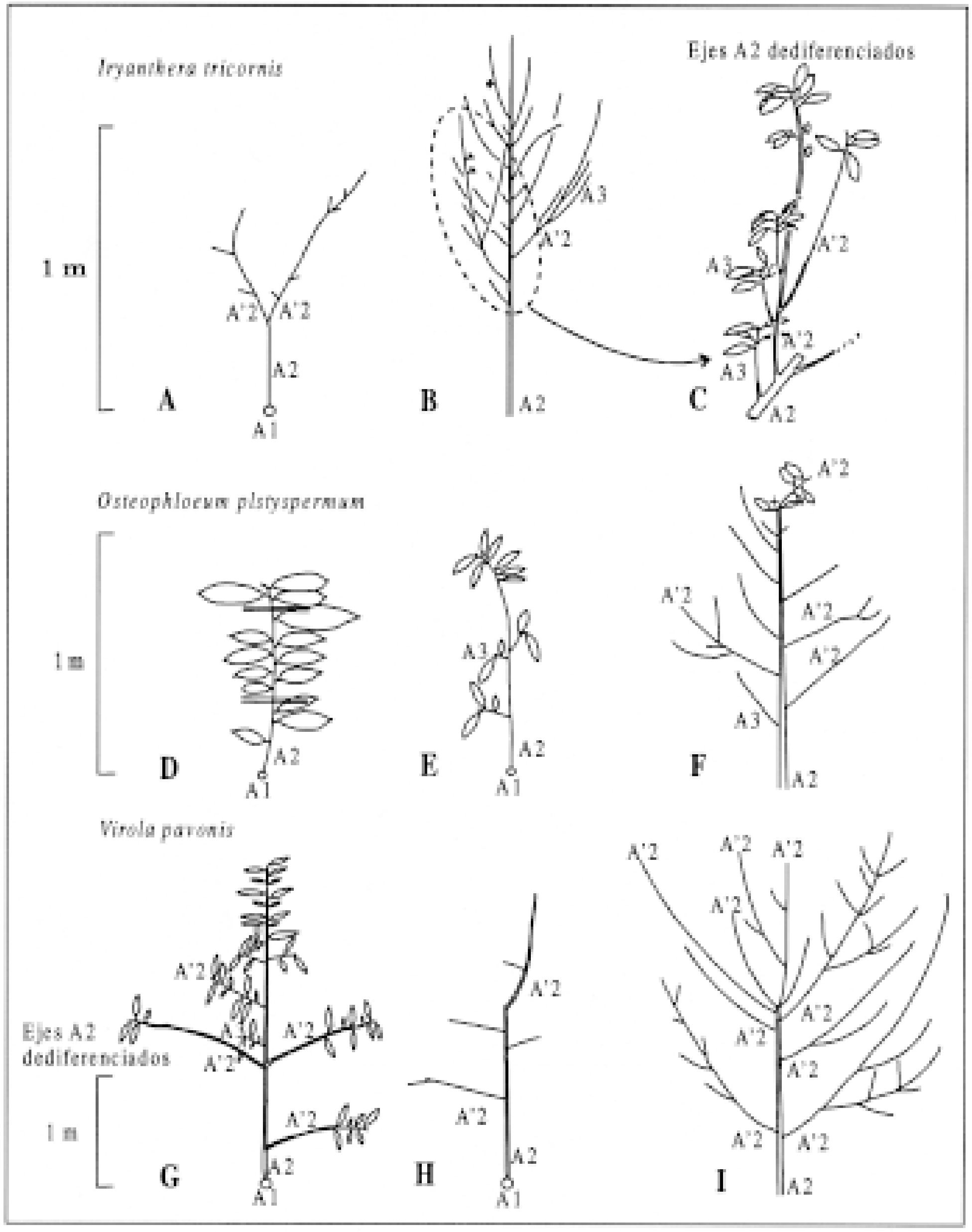
Iryanthera tricornis
Ejes A2 dediferenciados
1 m
A'2
A'2
A2
A
A1
A3
A'2
B
A2
A'2
A3
A'2
A3
C
A2
Osteophloeum plstyspermum
A'2
1 m
D
A2
A1
A3
E
A2
A1
A'2
A'2
A'2
A3
F
A2
Virola pavonis
A'2
A'2
A'2
A'2
A'2
Ejes A2 dediferenciados
A'2
A'2
A'2
A'2
1 m
G
A2
A1
A'2
A'2
H
A2
A1
A'2
A'2
A'2
A'2
A'2
A'2
I
A2

Figura 4. Detalles arquitectónicos de ramas de *Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y *Virola pavonis*. A-C, F-I: reiteraciones parciales (fase 4 y siguientes). A: tenedor simple. B-C, F-I: ejes dediferenciados en la parte proximal y media de la rama. D: eje A2 sin ramificar (fase 2). E: rama con unidad arquitectónica completa (fase 3). I: tenedor múltiple. ||: límite de la unidad de crecimiento. A': eje reiterado.

ontogénico determinado. Así, para determinar con precisión el desarrollo arquitectónico, siempre es necesario observar el espectro completo de las fases arquitectónicas —exceptuando casos de extrema simplicidad— el cual se manifiesta en su totalidad únicamente cuando se considera el crecimiento del individuo desde la germinación hasta cuando el árbol florece y se dispersan sus semillas. Sin embargo, más allá de esta fase la arquitectura del árbol continúa cambiando conforme éste crece en tamaño. Entonces, la arquitectura normalmente no se completa en el sentido que se construye un edificio a partir de un plano que se termina, porque su esencia es el cambio (Halle et al. 1978).

El número de individuos de la muestra para analizar la arquitectura de una especie depende de la complejidad y la variación de ésta (Barthélémy et al. 1991, Édelin 1991). Existen reportes desde 20 hasta 50 o 100 individuos por especie (Sterck et al. 1991, Loup 1994, Vester 1997). En el presente estudio, debido a la relativa sencillez del modelo arquitectónico de Massart, fue suficiente seleccionar una muestra pequeña por especie (Tabla 1, Fig. 3). Aunque las especies mejor representadas fueron *I. tricornis* y *Osteophloeum platyspermum*, la muestra de *V. pavonis* fue suficiente para detectar los procesos más importantes en la construcción de su copa y para describir el esquema de su desarrollo.

Modelo y unidad arquitectónica. La evaluación detallada de los caracteres morfológicos y arquitectónicos de los ejes, para cada especie, mostró una gran semejanza entre *I. tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y *V. pavonis*, las cuales, exhiben el mismo modelo y están conformadas por igual tipo y número de órdenes de ejes en su unidad arquitectónica (Tabla 2), al igual que todas las Miristicáceas previamente estudiadas (*V. michelii* y *V. surinamensis*, Drénou 1994, Loubry 1994, Loup 1994). La estructura inicial de un árbol juvenil o potencial, producto del patrón inherente o genético con el cual *I. tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y *V. pavonis* construyen su forma más elemental, consiste en un individuo conformado por los tres órdenes de ejes de la unidad arquitectónica (fase 3, Fig. 2C-D). Cada categoría de eje es morfológica y funcionalmente diferente (Tabla 2). El primer eje, con función de tronco, es ortótropo el cual origina y porta las ramas. Éstas, formadas por dos tipos de ejes plagiótropos (A2 y A3), sostienen el área fotosintética y reproductiva del árbol, conformando el primer sistema de ramas. La forma inicial de ramificación o secuencia “normal” de diferenciación de los ejes, desde la germinación de la semilla (fase 1) hasta que el árbol conforma su modelo arquitectónico (fase 3, Fig. 1), es la siguiente: el eje A1, o tronco, produce los ejes A2 y, posteriormente, a su vez éstos producen los ejes A3.

Procesos de reiteración y plan de organización. Al igual que lo previamente reportado para *V. michelii* y *V. surinamensis* (Barthélémy 1991, Barthélémy et al. 1991, Drénou 1994, Loubry 1994, Loup 1994), en *I. tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y *V. pavonis,* también se detectaron reiteraciones traumáticas y adaptativas. Las dos clases de reiteración encontradas, traumáticas y adaptativas, desempeñan papeles fundamentales en la sobrevivencia y en la construcción de la copa de *I. tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y *V. pavonis*. Todas estas reiteraciones aumentan el número de ejes, y de órganos que éstos portan, para captar de una manera más eficiente los recursos a su alcance o para aprovechar incrementos energéticos, entre los cuales el más frecuente consiste en una mayor iluminación después de la abertura de un pequeño claro en el dosel.

En primer lugar, las reiteraciones traumáticas, como mecanismo de respuesta a los daños sufridos en la estructura vegetativa del árbol,

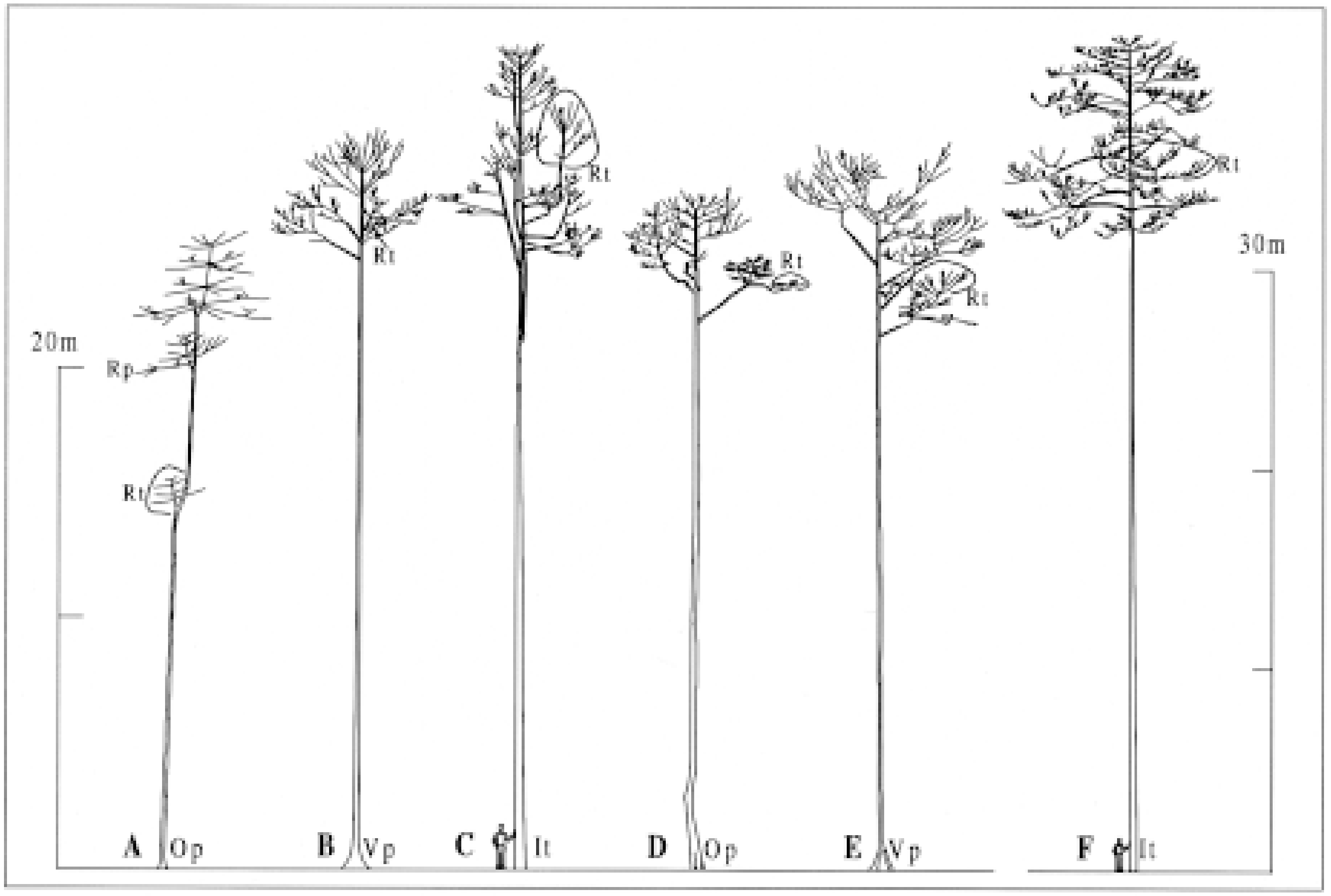
20m
Rp
Rt
Rt
Rt
Rt
Rt
Rt
Rt
30m
A Op
B Vp
C It
D Op
E Vp
F It

Figura 5. Árboles del presente de *Iryanthera tricornis* (It), *Osteophloeum platyspermum* (Op) y *Virola pavonis* (Vp). A-B, F: árboles potenciales en transición a árboles del presente (fase 5). C-E: árboles del presente (fase 6). +: eje muerto. Rp: reiteración parcial. Rt: reiteración total.

pueden presentarse en cualquier fase, y su localización depende del daño sufrido que condiciona la parte de la unidad arquitectónica que se repite. Por ejemplo, en los árboles potenciales, localizados en el sotobosque, frecuentemente se observaron reiteraciones traumáticas totales sobre el eje A1, situación que se detecta claramente cuando el meristema terminal ha sido dañado y luego es reemplazado por una yema lateral que repite de nuevo el modelo completo, reiniciando y relevando el crecimiento de todo el árbol (Fig. 8A-C, E-G). En los individuos juveniles las reiteraciones traumáticas totales son fáciles de identificar, lo que no sucede en los árboles adultos, debido a la lignificación de sus ejes y al tamaño de los individuos. En el caso de las reiteraciones traumáticas parciales, la muerte del meristema terminal de los ejes de las ramas, trae como consecuencia, al igual que en los A1, el desarrollo de yemas laterales que producen ejes con la misma arquitectura de la rama de la cual se originaron. Estas reiteraciones parciales fueron frecuentes en los individuos juveniles, principalmente en los ejes A2, mientras que en los A3 fueron muy escasas.

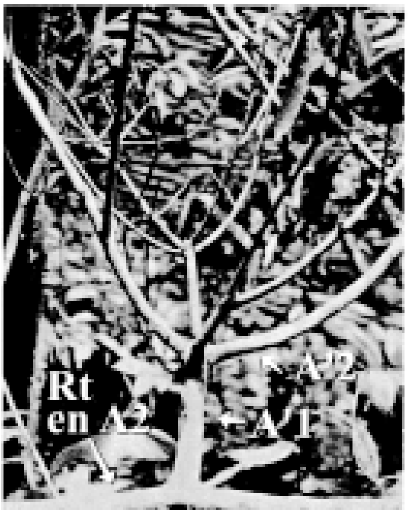

Figura 6. Reiteración total adaptativa (Rt) sobre eje A2 en árbol del presente (fase 5).

Entre los árboles potenciales, ubicados dentro del sotobosque, las reiteraciones traumáticas son particularmente frecuentes, abundantes y vigorosas; casi todos los individuos exhiben al menos una de ellas. Este hecho sugiere que las reiteraciones traumáticas son un mecanismo clave que aumenta la probabilidad de sobrevivencia en el sotobosque, donde los daños son frecuentes debido a los procesos de dinámica del bosque, tales como la caída árboles o de ramas (A. C. Londoño, datos no publ., Londoño & Jiménez 1999). Por otro lado, cuando hay excesiva presencia de reiteraciones traumáticas, en unión con copas asimétricas y poco vigorosas, estos individuos conforman los árboles suprimidos (Fig. 8A-B, D-E, G), que en su mayoría han estado soportando condiciones ambientales desfavorables por mucho tiempo o que han sufrido daños grandes o sucesivos. Estos últimos árboles tienen muy poco potencial de desarrollo de su copa y, por tanto, pueden eventualmente ser eliminados de la vegetación.

En segundo lugar, a diferencia de las reiteraciones traumáticas cuya aparición netamente oportunística está asociada directamente con daños, las reiteraciones adaptativas se manifiestan como un evento programado que ocurre después de un determinado umbral de diferenciación durante la vida del árbol (Barthélémy et al. 1991); i. e. éstas aparecen en determinadas fases arquitectónicas (fase 4-8) y pueden ser parciales o totales. Aunque éstas se desarrollan como un mecanismo inherente en la construcción del árbol —genéticamente determinado— también constituyen un mecanismo de respuesta a cambios en la energía incidente (Oldeman 1974, De Castro 1980).

Todas las reiteraciones adaptativas permiten expandir la copa más allá de los límites impuestos por el modelo arquitectónico (Hallé et al. 1978) y, en el caso de las tres especies estudiadas, surgen después de la fase 3. Primero aparecen las parciales (Rp, Fig. 2E-H) que se manifiestan como ejes dediferenciados, localizados a lo largo de todo el eje A2, mediante las cuales se insertan ejes supernumerarios (A'2) entre los A2 y A3 iniciales (Fig. 4), dando siempre como resultado que los ejes más diferenciados están en la periferia de las ramas, estos últimos son considerados por Oldeman (1990b) como "la piel de la copa". La disposición en abanico de las reiteraciones adaptativas parciales permite aumentar el área fotosintéticamente activa de la planta. Posteriormente, aparecen las reiteraciones totales, típicas de los árboles del presente y del pasado (fases 5-8, Figs. 5, 6 y 7), que reproducen la unidad arquitectónica completa (ejes A1, A2 y A3), cada una de las cuales conforma una subcopa que interactúa con las demás como un individuo independiente dentro de la copa del árbol adulto, para aprovechar toda la energía incidente en el dosel. Estas reiteraciones totales imprimen un carácter marcado de complejidad y de rejuvenecimiento a la copa de los árboles.

Después de que se detectó y publicó por primera vez el concepto de reiteración automática en las plantas (Édelin 1984 citado por Bell 1993), ésta ha resultado ser el tipo más frecuente pero también el más difícil de detectar (Oldeman 1990b, Bell 1993, Vester 1997). Aunque las reiteraciones automáticas han sido encontradas en otras especies, que también crecen según el modelo de Massart como *Agathis dammara* (Lamb.) Rich. & A. Rich. (Araucariaceae) y *Dipterocarpus costulatus* Slootea (Dipterocarpaceae) (Barthélémy et al. 1991), no han sido reportadas en ninguna especie de Miristicáceas (Barthélémy et al. 1991, Loubry 1994, Loup 1994).

Por otra parte, como el desarrollo arquitectónico del árbol es un proceso continuo, cuyos cambios son graduales y sin límites abruptos, las fases sólo son abstracciones y pueden existir numerosos estados transicionales, representados por aquellos individuos en los cuales se traslapan las características de dos fases sucesivas, como ocurre con las fases 5 y 7. Dependiendo del tipo de modelo arquitectónico y de la complejidad de las especies estudiadas, los criterios empleados para definir los distintos estados de desarrollo varían grandemente entre las especies (Barthélémy et al. 1991, Sterck et al. 1991, Loup 1994, Vester 1997), pero hasta que no se efectúen las observaciones no es posible determinarlos con precisión. En este trabajo modificamos los criterios de Sterck et al. (1991); así para las fases iniciales (1-3) se consideró la aparición de los distintos órdenes de ejes, mientras que para las demás (4-8) se tuvo en cuenta la reiteración adaptativa.

El plan de crecimiento de las especies estudiadas puede considerarse en tres períodos ontogénicos del árbol (Oldeman 1990b, Sterck et al. 1991): el de plántula (fase 1, Fig. 2A), el de crecimiento conforme al modelo arquitectónico (fases 2-3, Fig. 2B-D), y el de reiteración. Este último comprende tanto la adaptación programada mediante reiteración adaptativa (fases 4-8, Figs. 2E-H, 5 y 7) como el ajuste oportunístico mediante la reiteración traumática (en cualquier etapa de desarrollo desde la fase 1 hasta la 8, Fig. 8).

Luego del establecimiento inicial como plántula, durante el período ontogénico de crecimiento conforme al modelo, el arbolito comienza a desarrollar los distintos órdenes de ejes hasta construir su unidad arquitectónica completa, mediante la secuencia "normal" de diferenciación de los ejes: el eje A1 produce los ejes A2 y éstos a su vez, los ejes A3. Hasta ese momento existe un fuerte control apical del meristema del tronco (eje A1), con subordinación de los demás órdenes de ejes, y el plan de organización del árbol es

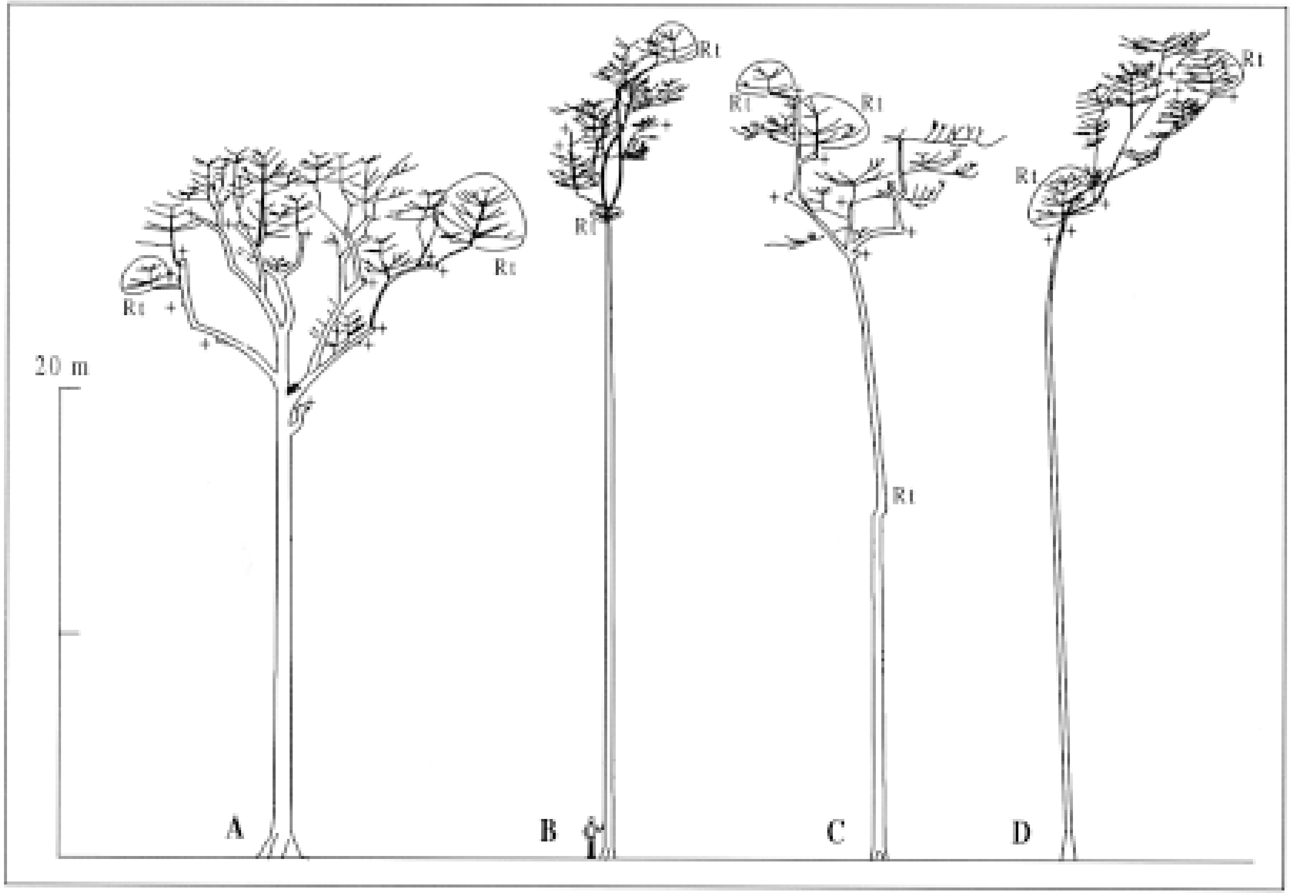
20 m
Rt
Rt
Rt
Rt
Rt
Rt
Rt
Rt
Rt
A
B
C
D

Figura 7. Árboles del pasado de *Osteophloeum platyspermum*. A-B: árboles del presente en transición a árboles del pasado (fase 7). C-D: árboles del pasado (fase 8). +: eje muerto. Rt: reiteración total.

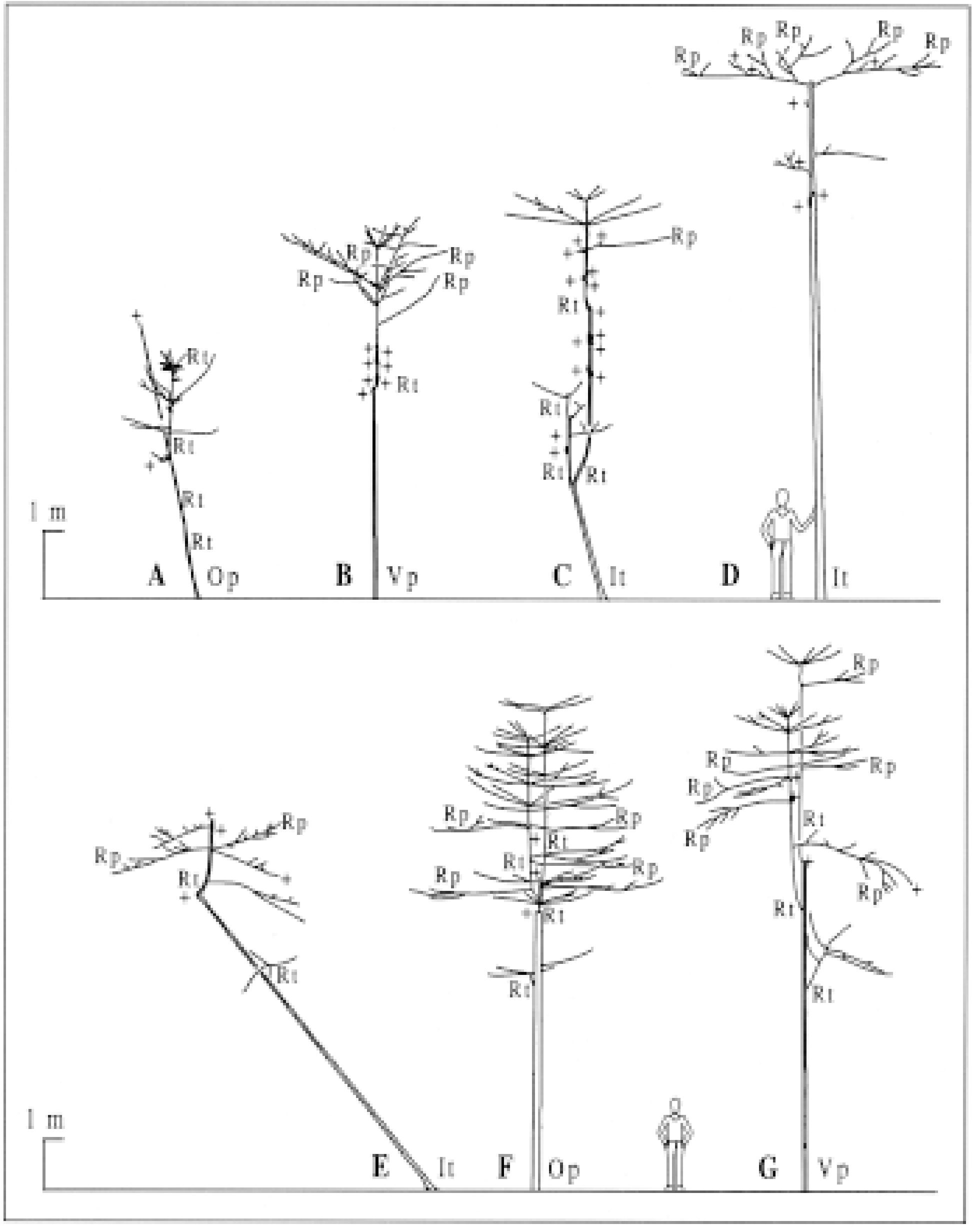
1 m
A
Op
Rt
Rt
Rt
Rt
B
Vp
Rp
Rp
Rp
Rp
Rt
C
It
Rp
Rt
Rt
Rt
Rt
D
It
Rp
Rp
Rp
Rp
Rp
1 m
E
It
Rp
Rp
Rt
Rt
F
Op
Rp
Rp
Rp
Rp
Rt
Rt
Rt
Rt
G
Vp
Rp
Rp
Rp
Rp
Rp
Rp
Rt
Rt
Rt

Figura 8. Árboles suprimidos y con abundantes reiteraciones traumáticas de *Iryanthera tricornis* (It), *Osteophloeum platyspermum* (Op) y *Virola pavonis* (Vp). A-B, D-E, G: árboles suprimidos. A-C, E-G: individuos con abundantes reiteraciones traumáticas totales. +: eje muerto. Rp: reiteración parcial. Rt: reiteración total.

claramente jerárquico. Posteriormente, cuando se inicia la reiteración adaptativa (fase 4), se pierde la secuencia inicial de diferenciación de los ejes y el plan de organización del árbol cambia: comienza a tornarse poliárquico (fase 4 y siguientes). Entonces, los ejes A2 empiezan a producir ejes dediferenciados (ejes A'2, Fig. 4) —i. e. ejes que se desarrollan fuera de la secuencia "normal" de diferenciación— en vez de generar los del orden siguiente (A3). La dediferenciación también puede ser vista como una "inversión", o un "retroceso", de la producción de nuevos ejes, la cual llega incluso a avanzar un orden más, hacia atrás, cuando se presentan las reiteraciones totales (ejes A'1, Figs. 1 y 6) sobre los A2 anteriores, en lo que aquí se ha definido como el umbral que marca el comienzo de la fase del árbol del presente (fases 5 y 6). Desde este momento hasta la muerte del árbol, empiezan a aparecer subcopas dentro de la copa del árbol, como individuos independientes que compiten entre sí (Rt, Figs. 5 y 7) (Torquebiau 1979 citado por Barthélémy 1991), semejantes a juveniles injertados en las ramas más viejas (Fig. 6). Todas las reiteraciones adaptativas totales encontradas en este estudio estuvieron directamente insertadas en los ejes y no se detectó ningún cambio en la orientación de los tenedores (reiteraciones adaptativas parciales) que posteriormente diera origen a reiteraciones totales, a diferencia de lo reportado por Barthélémy et al. (1991) para *V. surinamensis*.

El modelo inicialmente construido (Fig. 2B-H) ha desaparecido y se observa cómo la copa está compuesta por una colonia de individuos juveniles (Torquebiau 1979 citado por Barthélémy 1991) de las fases 2, 3 y 4, unidos mediante las ramas más lignificadas y los troncos de las reiteraciones arbóreas y arbustivas (Figs. 5 y 7), producto de la repetición total de la unidad arquitectónica, que imprimen a la copa un carácter de rejuvenecimiento bastante acentuado. El meristema apical del eje A1 pierde fuerza, y los troncos de las subcopas de las reiteraciones adaptativas totales (ejes A'1, Fig. 1), tienen un nivel jerárquico equivalente. El plan de organización poliárquico se expresa completamente.

Durante las fases iniciales del desarrollo en el sotobosque, cada individuo tiene un sistema radical y vascular independiente, para su uso exclusivo. Por consiguiente, dentro de las cohortes de plántulas y de juveniles, los individuos se identifican claramente. Además, éstos no han alcanzado la madurez reproductiva. Por otra parte, dentro de la copa de los árboles del presente, cada una de las reiteraciones totales puede ser vista como un nuevo individuo que se origina desde la fase de plántula (fase 1) y puede crecer, dependiendo de su posición dentro de la copa, hasta conformar las reiteraciones arbóreas, arbustivas y herbáceas. Considerando el gradiente suelo-periferia de la copa, las reiteraciones totales van desde las arbóreas, que pueden llegar a exhibir una estructura similar a la de los individuos de fase 5, hasta las herbáceas, similares a los de fase 2. A diferencia de los juveniles del sotobosque, las reiteraciones totales no tienen un sistema radical ni vascular independiente y exclusivo sino que comparten los previamente construidos (el tronco y las ramas más lignificadas y las raíces). Por otra parte, tienen la capacidad de generar los ejes más diferenciados y especializados que portan las estructuras reproductivas. Entonces, el árbol puede ser visto ya no como un solo individuo sino como un conjunto de reiteraciones (subcopas), unidas por un tronco que las levanta del suelo y las ubica en el dosel, permitiendo el acceso directo a la iluminación.

Mediante la capacidad de generar reiteraciones estas especies aumentan sus probabilidades de sobrevivencia durante su desarrollo temprano en el sotobosque (reiteraciones traumáticas) y construyen sus copas durante las etapas intermedias y finales (reiteraciones adaptativas). De esta manera, en las tres Miristicáceas estudiadas la reiteración es un mecanismo fundamental en el desarrollo de la copa, al igual que lo reportado para numerosas especies (Barthélémy 1991, Barthélémy et al. 1991, Sterck et al. 1991, Vester 1997).

Comparación entre las tres especies. A pesar de la gran similitud arquitectónica entre las especies estudiadas, existen pequeñas diferencias entre ellas, al igual que al compararlas con respecto a *V. michelii* y *V. surinamensis* (Drénou 1994, Loubry 1994, Loup 1994). Por ejemplo, para las tres especies se encontró que la plagiotropía de los ejes A2 es más acentuada en los árboles potenciales que en los del presente, tanto en la orientación del eje que cambia de horizontal a oblicua, como en la disposición de las hojas, que pierden su arreglo en un solo plano, dando origen a ramas con simetría dorsiventral para obtener una posición oblicua. Esta característica se observó mucho más acentuada en *V. pavonis* que en las otras especies. Igualmente se registró variación en los ángulos horizontales y verticales de la unión de los ejes. También se observaron cambios menores en el número de hojas que conforman las unidades de crecimiento; así *I. tricornis* y *V. pavonis* generalmente presentaron de 5 a 7 hojas por unidad de crecimiento en los ejes A2 y A3, mientras que *Osteophloeum platyspermum* presentó de 7 a 8 hojas en los mismos ejes. Por consiguiente, el número de hojas por unidad de crecimiento y la cantidad de unidades de crecimiento por eje determinan la longitud de éstos, imprimiendo diferencias entre las especies.

Por otra parte, también se detectaron diferencias en la forma y la disposición de los complejos reiterados adaptativos parciales y totales. En *V. pavonis* se encontraron tenedores muy similares a los reportados para *V. surinamensis* (Barthélémy et al. 1991, Loubry 1994, Loup 1994), mientras que en *I. tricornis* y *Osteophloeum platyspermum* los complejos reiterados parciales fueron menos conspicuos, y tendieron a localizarse mayormente en la parte media y basal de los ejes A2.

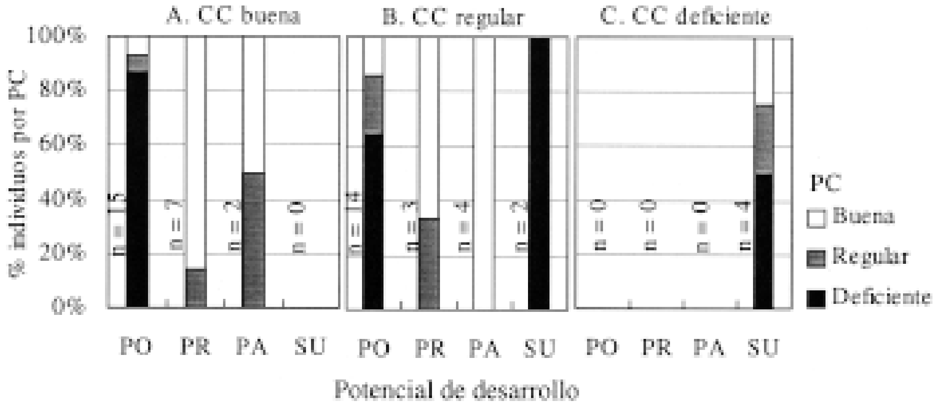

Figura 9. Distribución de la posición de copa (PC) por calidad de copa (CC) y por potencial de desarrollo (PO: árboles potenciales, PR: árboles del presente, PA: árboles del pasado, SU: árboles suprimidos), para individuos de las tres especies estudiadas (*Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y *Virola pavonis*). n: número de individuos en cada categoría por potencial de desarrollo.

Adicionalmente el tamaño cuando los individuos alcanzan su unidad arquitectónica también varió. Por ejemplo, los juveniles de *I. tricornis* la alcanzaron tempranamente (desde alturas aprox. de 1.50 m, Fig. 2C-D), mientras que los de *Osteophloeum platyspermum* con las mismas dimensiones sólo presentaron los ejes A1 y A2 (Fig. 2B).

En las tres especies estudiadas, se detectó una gran variación foliar entre los individuos juveniles y los adultos; el caso más pronunciado ocurrió en *Osteophloeum platyspermum* cuyas hojas cambian en tamaño y forma al pasar de juveniles a adultos (árboles del presente en el dosel) mientras que en *I. tricornis* y, en menor grado, en *V. pavonis*, sólo cambia el tamaño de las láminas. Esta modificación morfológica pocas veces se considera aunque es bastante común entre las especies arbóreas tropicales (ver ejemplos en Sanoja 1992, Vester 1997). También se encontró una gran diferencia en el tamaño de las hojas según su posición dentro de la rama y dentro de las unidades de crecimiento, y de acuerdo con el estado de desarrollo de ésta (joven o más madura). Las marcas de los límites de las unidades de crecimiento de los ejes son muy difíciles de distinguir, tanto en las tres especies de este estudio como en *V. surinamensis* (Loubry 1994). En el caso de las estudiadas, esto se debe especialmente a que las hojas de tamaño más reducido, criterio diagnóstico importante del crecimiento rítmico del eje, son caducas. En los individuos de gran tamaño es aun más difícil distinguir las marcas de las unidades de crecimiento, debido a la lignificación de los ejes.

Potencial de desarrollo en el bosque. Los árboles potenciales, del presente y del pasado tienen estrecha relación con las fases de desarrollo arquitectónico. Así, el árbol potencial representa la etapa juvenil (fases 1-4) el cual luego se convertirá en árbol del presente (fases 5 y 6) y finalmente, en árbol del pasado (fases 7 y 8). Los árboles suprimidos exhiben características arquitectónicas similares a los del pasado (copas poco vigorosas, asimétricas, fracturadas, con altas probabilidades de muerte) que no han tenido las condiciones necesarias para desarrollarse plenamente y conformar los árboles del presente, aunque muestran tamaños y posiciones dentro del bosque similares a los juveniles. Al ser individuos que no han seguido la secuencia “normal” de desarrollo, están excluidos del diagrama (Fig. 1).

De otro lado, la dispersión de los datos de *I. tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y de las tres especies en conjunto, con respecto a la línea de referencia HT=100DAP exhibe la tendencia típica presentada por Hallé et al. (1978) para los árboles que crecen dentro del bosque. Los árboles ubicados sobre la línea muestran la relación armónica entre su altura y 100DAP, mientras que aquellos encontrados en la parte superior de ésta (HT>100DAP) corresponden a los árboles potenciales, que evidencian los altos procesos de competencia y la regeneración del tronco por reiteración. Tal es el caso de la mayoría de los individuos de *V. pavonis* en los cuales HT>100DAP. Los árboles del presente y del pasado, ubicados principalmente en la parte inferior de la línea (HT<100DAP), deben su posición a las abundantes reiteraciones herbáceas en su copa, que la tornan menos vigorosa, situación claramente observable en los individuos de *Osteophloeum platyspermum* localizados en la parte inferior de la línea de referencia, que corresponden a los árboles del presente y del pasado del diagrama arquitectónico (Figs. 5 y 7). Los árboles potenciales, que se encuentran por debajo de la línea de referencia (HT<100DAP), corresponden a individuos cuyas copas han sido dañadas y presentan reiteraciones traumáticas totales (Fig. 8F), similares a individuos juveniles que aún no han alcanzado las dimensiones necesarias para poder exhibir la relación armónica del modelo.

Parámetros de copa. A pesar de que la mayoría de los árboles potenciales está ubicada en posiciones de copa deficientes, éstos presentaron calidades de copa buenas y regulares, sugiriendo que las tres especies tienen gran capacidad para adaptarse a las condiciones de sotobosque, como también se observó mediante el análisis de los procesos de reiteración. Esta habilidad les permite continuar con el crecimiento hasta alcanzar el dosel, cuando presentan posiciones de copa buenas asociadas con calidades de copa igualmente buenas.

Al analizar los parámetros de copa y las condiciones medioambientales registradas para los individuos de las tres especies en cada etapa de desarrollo (potencial, del presente, del pasado y suprimidos; Fig. 9), de nuevo se observa una respuesta positiva a los incrementos de luz y una adaptación de las especies para vivir en el sotobosque de estos ecosistemas, con dosel superior cerrado y densidades altas. La plagiotropía y la simetría radial de las ramas, características del modelo de Massart (Hallé et al. 1978), por un lado, y la capacidad de reiteración tanto traumática como adaptativa, por el otro, son aspectos que favorecen grandemente la sobrevivencia de los juveniles en estos bosques, sin lo cual no se podría explicar su importancia ni su permanencia en la composición, la diversidad y la estructura de los bosques de tierra firme en la región de Araracuara (Duivenvoorden & Lips 1993, Londoño 1993, Londoño & Álvarez 1997).

Investigaciones con énfasis en la diferencia entre la función estática y dinámica de la arquitectura del árbol (Vester 1997, Poorter & Werger 1999), han mostrado la disimilitud entre los adultos de las especies del sotobosque y los juveniles de las especies del dosel. En las tres especies estudiadas, la arquitectura juega un papel dinámico para establecerse como especies del dosel. Como arbolitos del sotobosque necesitan luz pero, al mismo tiempo, debido a sus características arquitectónicas que les permiten sobrevivir en este ambiente pueden adaptarse a las pobres condiciones lumínicas de este estrato. Durante sus primeros estados de desarrollo estas especies presentan, como era de esperarse según los planteamientos de Poorter & Werger (1999), copas estrechas y troncos delgados (Fig. 2) con reducidos requerimientos de biomasa por incremento en unidad de altura. Por tanto, invierten una cantidad mayor de recursos en el crecimiento de ésta, lo cual se refleja en la cantidad de árboles encontrados en la parte superior y sobre la línea HT=100DAP (Fig. 3). Así, logran permanecer a la sombra de sus vecinos mientras continúan con su desarrollo hasta alcanzar el dosel donde se establecen completamente y conforman los árboles del presente. Entonces logran su máximo desarrollo arquitectónico, y entran en un estado de equilibrio dinámico (Hallé et al. 1978), cuando invierten más energía en el crecimiento en diámetro que en el de la altura, situación que se refleja en la dispersión de los árboles del presente y del pasado con respecto a HT=100DAP (Fig. 3).

Arquitectura y taxonomía. Al igual que la taxonomía, la arquitectura se apoya en el studio de la morfología vegetal (Hallé & Oldeman 1970, Hallé et al. 1978). Algunos botánicos pioneros de siglos pasados ya habían incluido conceptos incipientes de la arquitectura en sus observaciones y descripciones, como Spruce (1861 citado por Madriñán 1996). Hoy en día, la taxonomía y la arquitectura de árboles mantienen enfoques independientes y permanecen relativamente aisladas, con pocos trabajos que las consideran simultáneamente (e. g. Sanoja 1992 en Vochysiaceae). Aunque comparten una base morfológica, la arquitectura considera la planta desde la germinación hasta la muerte, y constituye una aproximación dinámica con énfasis en los procesos intrínsecos de crecimiento a través del tiempo. A pesar de su importancia (Hallé et al. 1978, Barthélémy et al. 1991, Vester 1997), comúnmente la arquitectura se ha visto como un conjunto fijo de características morfológicas, y se ha confundido con la fisionomía o el hábito de crecimiento de las especies (Hallé et al. 1978, Bell 1993, Madriñán 1996, Vester 1997). Por otra parte, en muchas descripciones taxonómicas, cada parte de la planta se observa aisladamente de las demás. Por ejemplo, las hojas se describen detalladamente pero no se tiene en cuenta dónde se insertan en la planta (el eje donde crecen), lo cual origina y explica gran parte de la variación en algunas especies. En el caso de las tres especies estudiadas, cada unidad de crecimiento comienza con la producción de una lámina foliar de tamaño muy reducido (ca. 3.0-4.0 x 1.5-2 cm en *V. pavonis*), fuera del rango de tamaño registrado para la especie (ver revisión en Jiménez 2000). Entonces, al aislar las distintas partes constitutivas de la planta se pierde la cohesión de la estructura general de la misma, a diferencia de la arquitectura, cuya visión es fundamentalmente integral puesto que concibe la planta como un sistema en conjunto (Hallé et al. 1978). Precisamente por su naturaleza dinámica e integral, la arquitectura puede enriquecer y complementar los estudios en taxonomía.

AGRADECIMIENTOS

Este artículo es parte del trabajo de grado de Jiménez, dentro del Proyecto de doctorado: «Dinámica del bosque: el caso de dos paisajes en la Amazonia colombiana», en ejecución por A. C. Londoño (datos no publ.), y financiado por la Fundación Tropenbos y por el Instituto Colombiano para el Avance de la Ciencia y la Tecnología COLCIENCIAS; C. Rodríguez y R. M. Díaz dieron apoyo logístico en la ejecución del trabajo. La Comunidad Nonuya de Peña Roja, especialmente el Consejo de Mayores (Abel y Sebastián Rodríguez, Elías y José Moreno), brindó hospitalidad y ayuda constante; el Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas (SINCHI) permitió el uso de sus instalaciones en Araracuara; D. Cárdenas apoyó el trabajo en el herbario Amazónico Colombiano (COAH), y A. Cogollo, en el del Jardín Botánico "Joaquín Antonio Uribe" de Medellín (JAUM). E. Álvarez y G. Cañola (Interconexión Eléctrica S. A., ISA), J. I. del Valle (Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín) y C. E. Suárez facilitaron el procesamiento digital de las imágenes. R. Callejas (Universidad de Antioquia) colaboró durante toda la investigación, y revisó las versiones preliminares del manuscrito. Finalmente, el artículo se benefició de los comentarios de dos evaluadores anónimos.

LITERATURA CITADA

Barthélémy, D. 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. Acta Biotheoretica 39: 309-323.

Barthélémy, D., C. Édelin & F. Hallé. 1991. Canopy architecture. Págs. 1-20 *en*: Raghavendra, A. S. (ed.). *Physiology of trees*. John Wiley & Sons, Nueva York.

Bell, A. D. 1993. *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford University Press, Oxford.

Bennett, B. C. & R. Alarcón. 1994. *Osteophloeum platyspermum* and *Virola duckei* (Myristicaceae): newly reported as hallucinogens from Amazonian Ecuador. Economic Botany 48: 152-158.

Comte, L. 1993. *Rythmes de croissance et structures spatiales périodiques d'arbres tropicaux: exemples de cinq espèces de forêt équatoriale*. Tesis (Ph. D.). Universidad de Montpellier II, Montpellier.

Dawkins, H. C. 1958. *The management of natural tropical high forest with special reference to Uganda*. Oxford University Press, Oxford. (Imperial Forestry Institute Paper No. 3).

De Castro, A. 1980. Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération. Biotropica 12: 187-194.

Del Valle, J. I. 1996. Prácticas tradicionales de producción y ordenamiento territorial. Págs. 443-473 *en*: Del Valle, J. I. & E. Restrepo (eds.). *Renacientes del Guandal: grupos negros de los ríos Satinga y Sanquianga*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Drénou, C. 1994. *Approche architecturale de la sénescence des arbres: le cas de quelques angiospermes tempérées et tropicales*. Tesis (Ph. D.). Universidad de Montpellier II, Montpellier.

Duivenvoorden, J. F. & J. M. Lips. 1993. *Ecología del paisaje del Medio Caquetá*. Fundación Tropenbos-Colombia, Bogotá. 2 v. (Estudios en la Amazonia Colombiana No. 3).

Echeverri, A. 1993. *Formas de crecimiento, producción de hojas y distribución de palmas y* Phenakospermum guianense *(L. C. Rich.) Endlicher ex Miquel (Strelitziaceae) en una cronosecuencia sobre Terrazas Bajas del Río Caquetá en la Amazonia colombiana*. Trabajo de grado (Bióloga). Universidad de Antioquia, Medellín.

Édelin, C. 1977. *Images de l'architecture des conifères*. Tesis (Tercer Ciclo Biología Vegetal). Universidad de Montpellier II, Montpellier.

Édelin, C. 1984. *L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. Tesis (Ph. D.). Universidad de Montpellier II, Montpellier.

Édelin, C. 1987. La réitération adaptative. Págs. 8-25 e*n*: Crabbé, J. & C. Édelin (eds.). *Compte rendu du séminaire du groupe d'étude de l'arbre: les phénomènes de réitération chez les végétaux ligneux*. Groupe d'étude de l'arbre, Grenoble.

Édelin, C. 1991. Nouvelles données sur l´architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d´organisation. Págs. 127-154 *en*: Édelin, C. (ed.). *L'arbre: biologie et developpement*. Instituto de Botánica, Universidad de Montepellier II, Montpellier. (Naturalia Monspeliensia, Suplemento Especial).

Hallé, F. 1995. Canopy architecture in tropical trees: a pictorial approach. Págs. 27-44 *en*: Lowman, M. D. & N. M. Nadkarni (eds.). *Forest canopies.* Academic Press, San Diego, California. (Series Physiological Ecology).

Hallé, F. & R. A. A. Oldeman. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson, París. (Monographies de Botanique et de Biologie Végétale No. 6).

Hallé, F., R. A. A. Oldeman & P. B. Tomlinson. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer Verlag, Berlín.

Herrera, M. M. 1994. *La familia Myristicaceae: posibilidades de uso múltiple y sostenido en bosques húmedos tropicales de Colombia*. Trabajo de grado (Bióloga). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Holdridge, L. R. 1982. *Ecología: basada en zonas de vida*. 2 ed. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, IICA, San José, Costa Rica. (Serie de Libros y Materiales Educativos No. 34).

Jiménez-R., E. M. 2000. *Arquitectura de tres especies de Myristicaceae en dos bosques de la región de Araracuara (Amazonia colombiana)*. Trabajo de grado (Ingeniera Forestal). Universidad Nacional de Colombia, Medellín.

La Rotta, C. 1982. Observaciones etnobotánicas de la comunidad Andoque de la Amazonia colombiana. Colombia Amazónica 1: 53-67.

La Rotta, C., P. Miraña, M. Miraña, B. Miraña, M. Miraña & N. Yucuna. 1989. *Especies utilizadas por la comunidad*

Miraña: estudio etnobotánico. Fondo para la protección del Medio Ambiente "José Celestino Mutis" (FEN), Bogotá.

LONDOÑO, A. C. 1993. *Análisis estructural de dos bosques asociados a unidades fisiográficas contrastantes, en la región de Araracuara (Amazonia Colombiana)*. Trabajo de grado (Ingeniera Forestal). Universidad Nacional de Colombia, Medellín.

LONDOÑO, A. C. & E. ÁLVAREZ. 1997. Composición florísitica de dos bosques (tierra firme y *várzea*) en la región de Araracuara, Amazonia colombiana. Caldasia 19: 431-463.

LONDOÑO, A. C. & E. M. JIMÉNEZ. 1999. Efecto del tiempo entre los censos sobre la estimación de las tasas anuales de mortalidad y de reclutamiento de árboles (períodos de 1, 4 y 5 años). Crónica Forestal y del Medio Ambiente 14: 41-57.

LOUBRY, D. 1994. *Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française (5º lat. N.)*. Tesis (Ph. D.). Universidad de París 6, París. 2v.

LOUP, C. 1994. *Essai le déterminisme de la variabilité architecturale des arbres: le cas de quelques espèces tropicales*. Tesis (Ph. D.). Universidad de Montpellier II, Montpellier.

MADRIÑÁN, S. 1996. Richard Spruce's pioneering work on tree architecture. Cap. 18. Págs. 215-226 *en*: *Richard Spruce (1817-1893): botanist and explorer*. Royal Botanic Gardens, Kew.

MISSOURI BOTANICAL GARDEN. W^{3}TROPICOS. 2001. *VAST (VAScular Tropicos) nomenclatural database*. [on line].

URL: http://www.mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html

OLDEMAN, R. A. A. 1974. *L'architecture de la forêt Guyanaise*. ORSTOM, París. (Memorias ORSTOM No. 73).

OLDEMAN, R. A. A. 1989. *Forest ecosystems: patterns, limits, systems*. Págs. 7-17 *en* Schmidt, P., R. A. A. Oldeman & A. Teller (eds.). Unification of European forest pattern research. Pudoc, Wageningen, Holanda. (Memorias del taller organizado por Forest Ecosystem Research Network, FERN, de la European Science Foundation, ESF, en Estrasburgo, Francia, en 24-26 de abril de 1989).

OLDEMAN R. A. A. 1990a. *Forest ecosystems and their components: an introduction.* Págs 3-12 *en* Oldeman, R. A. A., P. Schimdt & E. J. M. Arnolds (eds.). *Forest components*. Wageningen Agricultural University, Wageningen, Los Países Bajos. (Wageningen Agricultural Univ. Papers, 90-6).

OLDEMAN R. A. A. 1990b. *Forest: elements of silvology*. Springer Verlag, Berlín.

OLDEMAN, R. A. A. & F. HALLÉ. 1980. Sobre los ejes mixtos plagio-ortótropos en algunos árboles tropicales. Miscellaneus Papers, Wageningen Agricultural University19: 281-287.

POORTER, L. & M. J. A. WERGER. 1999. Light environment, sapling architecture, and leaf display in six rain forest tree species. American Journal of Botany 86: 1464-1473.

RÍOS, S. 1996. *Estudio de la arquitectura de la comunidad de* Prioria copaifera *Grisebach, (Caesalpiniaceae), en un bosque inundable de la región del Bajo Atrato, Chocó, Colombia*. Trabajo de grado (Bióloga). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

RODRIGUES, W. A. 1982. *Flora do Estado de Goiás: coleção Rizzo. Myristicaceae*. Universidad Federal de Goiás, Brasil. 4 v.

SÁNCHEZ, M. 1997. *Catálogo preliminar comentado de la flora del Medio Caquetá (Amazonia colombiana)*. Fundación Tropenbos-Colombia, Bogotá. (Estudios en la Amazonia Colombiana No. 12).

SÁNCHEZ, M. & P. MIRAÑA. 1991. Utilización de la vegetación arbórea en el medio Caquetá: 1. El árbol dentro de las unidades de la tierra, un recurso para la comunidad Miraña. Colombia Amazónica 5: 69-98.

Sanoja, E. 1992. *Essai d'application de l'architecture végétale a la systématique: l'exemple de la famille des Vochysiaceae*. Tesis (Ph. D.). Universidad de Montpellier II, Montpellier.

Schultes, R. E. & R. F. Raffauf. 1990. *The healing forest: medicinal and toxic plants of the northwest Amazonia*. Dioscorides Press, Oregon. (Historical, Etno and Economic Botany No. 2).

Smith, A. C. 1938a. The American species of Myristicaceae. Brittonia 2: 393-510.

Smith, A. C. 1938b. Flora of Perú. Botanical Series Field Museum of Natural History 13: 766-784.

Spruce, R. 1861. On the mode of branching of some Amazon trees. J. of the Proceedings of the Linnean Soc., Botany 5: 3-14.

Sterck, F. J., G. J. A. W. Van Der Zandt & R. A. A. Oldeman. 1991. Architectural development of *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. Págs. 249-256 *en*: *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*. Groupe d'etude de l'arbre, París.

Tobón, C. 1999. *Monitoring and modelling hydrological fluxes in support of nutrient cycling studies in Amazonian rain forest ecosystems*. Fundación Tropenbos, Wageningen. (Tropenbos Series No. 17).

Torquebiau, E. 1979. *The reiteration of the architectural model: a demographic approach to the tree*. Memoria D. E. A. Universidad de Montpellier II, Montpellier.

Urrego, L. E. & M. Sánchez. 1997. Apuntes a la utilización y productividad potencial de la biodiversidad de los bosques inundables del Medio Caquetá. Págs. 257-271 *en*: Urrego, L. E. *Los bosques inundables del Medio Caquetá: caracterización y sucesión*. Fundación Tropenbos-Colombia, Bogotá. (Estudios en la Amazonia Colombiana No. 14).

Veillon, J. M. 1978. Architecture of the new Caledonian species of Araucaria. Págs. 233-246 *en*: Tomlinson, P. B. & M. H. Zimmermann (eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge.

Vester, H. F. M. 1997. *The trees and the forest: the role of tree architecture in canopy development; a case study in secondary forests (Araracuara, Colombia)*. Tesis (Ph. D.). Universidad de Amsterdam, Amsterdam.

Vester, H. F. M. & J. Saldarriaga. 1993. Algunas características estructurales, arquitectónicas y florísticas de la sucesión secundaria sobre Terrazas Bajas en la región de Araracuara (Colombia). Revista de la Facultad Nacional de Agronomía (Medellín) 1 y 2: 15-45.

Recibido: 28/01/2001
Aceptado: 19/11/2001